UNTERSUCHUNGEN

ÜBER

MUSKEL-ARBEIT.

VON

DR. ADOLF FICK,

Professor der Physiologie an der Universität Zürich.

BASEL 1867

H. GEORG'S VERLAG.

Druck von Zürcher & Furrer in Zürich.

Untersuchungen

über

Muskel-Arbeit.

Von

Adolf Fick.

So massenhaft die Untersuchungen über die Physiologie der Muskelsubstanz auch sind, so ist doch verhältnissmässig sehr wenig geschehen zur Lösung einer der wichtigsten Fragen auf diesem Gebiete, nämlich der Frage nach der Abhängigkeit der Arbeit, die bei einer Muskelzusammenziehung geleistet wird von den verschiedenen äusseren Bedingungen, unter welchen die Zusammenziehung stattfindet. Diese Frage ist einerseits von theoretischem Interesse, sofern ihre Beantwortung die Einsicht in die innere Mechanik der Muskelzusammenziehung mehren muss; sie ist aber nicht minder von praktischem Interesse, da ja die möglichst grosse Arbeitsleistung der eigentliche praktische Zweck des Muskels ist, der mithin durch solche Untersuchungen möglicherweise gefördert werden kann. Trotz dieses grossen Interesses der in Rede stehenden Frage ist dieselbe wie gesagt kaum wenig berührt worden, und es dürfte jeder neue Beitrag zu ihrer Lösung willkommen sein. Ich habe daher einige in der allgemeineren enthaltene besondere Fragen zum Gegenstande einer Experimentaluntersuchung gemacht, die eine Reihe neuer Thatsachen geliefert hat. Ich werde damit beginnen, einige dieser Thatsachen zunächst als solche mitzutheilen, und dann eine Diskussion gewisser theoretischer Vorstellungen daran knüpfen, die uns zu weitern Versuchen den Weg bahnen soll.

In erster Linie habe ich mir folgende speziellere Frage gestellt: Wie verhält sich die mechanische Arbeit des Muskels, wenn derselbe in den erregten Zustand versetzt, zunächst aber an der Kontraktion verhindert und erst hernach mit einem angehängten Gewichte sich selbst überlassen wird?

1. Beschreibung einiger Vorrichtungen.

Ein geeignetes Experimentalverfahren zur Lösung dieser Frage bietet sich sofort dar in folgenden Anordnungen, die leicht ohne Zeichnungen verständlich sein werden. Der Muskel (gastrocnemius des Frosches) ist am Pflügerschen Myographion befestigt, an seiner unteren Sehne ist ein feines langes Drähtchen befestigt, das seinen Bewegungen leicht folgt und das mit einem Ende der sekundären Rolle eines du Bois Reymond'schen Schlittenapparates in Verbindung steht. Zum oberen Ende des Muskels führt ein Draht vom anderen Ende der Rolle. In der Leitung ist irgendwo ein Schlüssel angebracht, der in geschlossener

Lage als Nebenschliessung die Ströme vom Muskel abhält. Beim Oeffnen brechen also die Ströme des Elektromotors in den Muskel herein und versetzen ihn in den erregten Zustand und zwar in den maximalen, vermöge der Stärke der Ströme. An dem Elfenbeingriffe des Schlüssels ist ein Drahtbügel befestigt, dessen Spitzen in zwei Quecksilbernäpfe eintauchen, sowie der Griff bei der Oeffnung über einen gewissen Punkt hinausgedreht ist. Die Einrichtung ist jedoch so getroffen, dass dies Eintauchen noch nicht stattgefunden hat, wenn der Kontakt des Vorreibers mit dem Messingklötzchen des Schlüssels aufhört. Mit andern Worten, wenn man den Schlüssel weit öffnet, so hört zuerst der Kontakt zwischen dem freien Ende des Vorreibers und dem Messingklötzchen auf, der Schlüssel ist offen und erst bei weiterer Drehung bildet der am Griff befestigte Bügel eine Brücke zwischen den erwähnten beiden Quecksilbernäpfen. Ausdrücklich ist hervorzuheben, dass der Drahtbügel mit den Metalltheilen des Schlüssels nicht in leitender Verbindung steht.

Unter dem Rähmchen des Myographion befindet sich ein Elektromagnet, so dass das Rähmchen mit einem an ihm befestigten Eisenstück in horizontaler Lage gerade auf seinen Polen aufliegt. In den Leitungen von den beiden Polen einer galvanischen Kette zu den beiden Enden des um den Elektromagneten gewickelten Drahtes sind nun die beiden oben erwähnten Quecksilbernäpfchen enthalten, so dass, wenn durch den gleichfalls erwähnten Drahtbügel zwischen ihnen eine fast widerstandslose Brücke gebildet ist, durch den Draht des Elektromagneten kein merklicher Strom mehr fliesst und er also keine anziehende Wirkung mehr ausübt.

Vermöge der beschriebenen Einrichtungen kann folgender Erfolg erzielt werden: Wenn der Schlüssel geöffnet wird, so geräth der Muskel in Tetanus, kann aber gleichwohl das Rähmchen nicht heben, weil es durch den Elektromagnet festgehalten ist. Wird nun der Schlüssel weiter gedreht, so taucht der Bügel in die Quecksilbernäpfe ein, der Elektromagnet verliert seinen Magnetismus, lässt das Rähmchen los und dieses steigt dem Zuge des tetanisirten Muskels folgend. Die Zeit, welche verstreicht vom Beginne des Tetanus bis zu dem Augenblicke, wo das Rähmchen losgelassen wird, hat man dabei ganz in seiner Gewalt durch die Geschwindigkeit, mit welcher man den Griff des Schlüssels dreht. Es wird sich weiter unten zeigen, dass diese Versuchsbedingungen, die scheinbar die Sache verwickeln, in Wahrheit den Vorgang zu einem einfacheren, theoretischer Betrachtung leichter zugänglichen machen, als es die unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen beobachtete Muskelzusammenziehung ist.

Um bequem mit Versuchen der beschriebenen Art solche wechseln lassen zu können in denen das Rähmchen sofort mit beginnendem Tetanus steigen kann, war in der Leitung

zum Elektromagneten noch ein Schlüssel angebracht, der geschlossen eine gute Nebenschliessung für den um den Elektromagnet gewickelten Draht bildete. Wenn also Versuche der erstbeschriebenen Art gemacht werden sollten, so musste dieser Schlüssel offen sein.

Die Vorstellung von meinen Versuchsanordnungen ist noch zu vervollständigen durch wenige Bemerkungen über einige kleine Abänderungen, welche ich am Pflüger'schen Myographion anbrachte. Um nicht sehr grosse Drehungswinkel zu erhalten, befestigte ich den Muskel nicht — wie es gewöhnlich zu geschehen pflegt — in der Mitte des Rähmchens, sondern am äussersten Ende und an derselben Stelle war auch die Waagschale angehängt, welche die zu erhebenden Gewichte trug. Um nun aber gleichwohl den Hub des Gewichtes in vergrössertem Massstabe gezeichnet zu erhalten, war der gewöhnliche Zeichenstift abgenommen und es war der eine Arm des Rähmchens verlängert durch ein langes, dünnes und daher sehr leichtes Schilfstäbchen, an dessen freiem Ende eine Nadelspitze parallel zur Drehungsaxe des Rähmchens mit Siegellack befestigt war. Sie zeichnete ihre (kreisbogenförmige) Bahn auf ein zur Drehungsaxe senkrecht stehendes berusstes Blatt Glanzpapier.

Der Hergang bei den zunächst mitzutheilenden Versuchsreihen war näher folgender: Das Rähmchen mit Zubehör (Schilfstäbchen, Wagschale) war ein für allemal durch passende Stellung des auf der andern Seite der Axe befindlichen Laufgewichtes möglichst aequilibrirt. Nachdem nun die nöthigen elektrischen Leitungen hergestellt waren, wurde der Muskel an seine Stelle gebracht. Meist bediente ich mich lebender Frösche, die an einem T-förmigen Stücke von starkem für die vorkommenden Kräfte unbiegsamem Eisendraht leicht so befestigt werden können, dass der frei präparirte und an der Ferse abgeschnittene Wadenmuskel senkrecht frei herabhängt, ohne dass der Blutkreislauf in ihm merklich beeinträchtigt wäre. Dies hat den Vortheil, dass bei Pausen von gehöriger Länge meist gar kein Ermüdungseinfluss bemerkbar ist. Jetzt wird ein ganz kleines Gewicht, 2 bis 5 Gramm, auf die Waagschale gelegt und der Froschhalter so adjustirt, dass sich das Rähmchen gerade auf den (natürlich noch unthätigen) Elektromagneten auflegt. Nun wird der letztere in Thätigkeit gesetzt, das zu hebende Gewicht auf die Waagschale gelegt, und der Versuch beginnt, indem der Schlüssel zum Tetanisiren geöffnet wird. Sowie der Drahtbügel beim weiteren Drehen des Schlüssels in die mehrerwähnten Quecksilbernäpfe eintaucht und den magnetisirenden Strom vom Elektromagneten abhält, ereignet sich natürlich folgender Vorgang: Das vom Magnet nicht mehr festgehaltene Rähmchen wird mit dem daran gehängten Gewichte in die Höhe geschnellt, sinkt dann wieder herunter und kommt nach wenigen kleinen Oscillationen in einer gewissen Höhe zur Ruhe, die

davon abhängt, bei welcher Länge der tetanisirte Muskel der angehängten Belastung Gleichgewicht hält. Um diese Höhe zu markiren, wird in dem Augenblicke, wo sich das Gleichgewicht hergestellt hat, die berusste Papierfläche ein klein wenig verschoben, so dass in der fraglichen Höhe der Zeichenstift ein kleines wagrechtes Strichelchen darauf verzeichnet. Sodann wird der Schlüssel zum Tetanisiren wieder geschlossen, worauf natürlich das Rähmchen alsbald wieder in seine alte Lage zurücksinkt, indem der Muskel in den ruhenden Zustand zurückkehrt. Die sämmtlichen beschriebenen Manipulationen sind natürlich das Werk von wenigen Sekunden. Nach einer geeigneten Pause wird dann auf die Waagschale ein anderes Gewicht gelegt und ein neuer Versuch begonnen. In manchen Versuchsreihen wechseln mit Versuchen der beschriebenen Art solche, in denen der Elektromagnet überall ausser Wirksamkeit gesetzt war.

2. Arbeit bei Kontraktion des vollkommen tetanisirten Muskels von immer gleicher Anfangslänge.

Die nachstehenden Tabellen geben einige Versuchsreihen der im ersten Abschnitte beschriebenen Art. In der ersten Kolumne ist durch fortlaufende Zahlen die zeitliche Reihenfolge der Versuche angegeben, welche indessen ohnehin überall dieselbe war, in welcher die Versuche hier untereinander aufgeführt sind. Die zweite P überschriebene Kolumne gibt die Belastungen des Muskels. In der dritten Kolumne, h überschrieben, ist verzeichnet die Höhe des Punktes, wo der Zeichenstift schliesslich nach Herstellung des Gleichgewichtes stehen bleibt über der ursprünglichen Lage desselben. Diese Grösse ist in Millimetern ausgedrückt; sie ist proportional der Höhe, in welcher der tetanisirte Muskel die Last über ihrer ursprünglichen Lage im Gleichgewicht tragen kann. Die folgende Kolumne (H) enthält die Höhe des Gipfels der Bahn des Zeichenstiftes über seiner Anfangslage, sie mag die »Wurfhöhe« heissen, die Grösse h wollen wir der Kürze wegen als »Gleichgewichtshöhe« bezeichnen, ein Ausdruck, der zwar an sich nicht verständlich sein würde, so definirt aber zu keiner Zweideutigkeit Veranlassung geben kann. Die Zahlen in den beiden letztgenannten Kolumnen bedeuten ganze Millimeter, die Grössen h und H sind also nur bis auf halbe Millimeter genau gemessen, und in der That hätte eine noch genauere Messung selbstverständlich bei diesen Grössen keinen Sinn gehabt. Das Produkt $H \times P$, dessen Werth sich in der letzten Kolumne findet, ist die bei der beobachteten Muskelzusammenziehung geleistete Arbeit*), ausgedrückt

*) Dass diese Arbeit wieder ganz rückgängig gemacht (resp. in Wärme verwandelt) wird, zum einen Theil schon während des Versuches, zum andern Theil am Ende des Versuches, thut nichts zur Sache.

in einer willkürlichen Einheit. Wollte man die Arbeit ausgedrückt haben in Millimetergrammen, so müsste man die angegebenen rohen Zahlen multipliziren mit dem Abstande des Angriffspunktes der Last von der Drehaxe des Rähmchens (151^{mm} bei meinen Anordnungen) und dann dividiren durch den Abstand (362^{mm}) der Zeichenspitze von derselben Drehaxe. Die so gefundene Zahl wäre dann noch durch 1,000,000 zu dividiren, wenn man die Arbeit schliesslich in der sonst üblichen Arbeitseinheit Meterkilogramm ausgedrückt haben wollte.

Nr. I. Aus dem Körper herausgenommener Gastrocnemius (zwischen je zwei Versuchen 1′ Pause.

Nro.	P	h	H	H×P
1	5	17	57	285
2	25	10	18	450
3	45	7	11	495
4	65	5	7	455
5	45	6	10	450
6	25	8	15	375
7	5	13	51	255

Nro. I. a. Mittel zwischen den Versuchen mit gleicher Belastung.

Nro.	P	h	H	H×P
(1,7)	5	15	54	270
(2,6)	25	9	16.5	412
(3,5)	45	6.5	10.5	472
(4)	65	5	7	455

Nr. II. Aus dem Körper des Frosches herausgeschnittener Gastrocnemius. Zwischen je zwei Versuchen 1′ Pause.

Nro.	P	h	H	H×P
1	5	18	70	350
2	45	9	14	630
3	85	6	8	680
4	45	8	13	585
5	5	14	70	350

Nro. II. a. Mittel zwischen den Versuchen mit gleicher Belastung.

Nro.	P	h	H	H×P
(1,5)	5	16	70	350
(2,4)	45	8,5	13.5	607
(3)	85	6	8	680

Nro. III. Muskel des lebenden Frosches. Zwischen je zwei Versuchen 3′ Pause.

Nro.	P	h	H	H×P
1	10	15	30	300
2	5	19	63	315
3	55	7	9	495
4	105	3	3	315
5	55	7	10	550
6	5	22	71	355

Zwischen je zwei Versuchen 5′ Pause.

Nro.	P	h	H	H×P
7	5	20	63	315
8	10	18	37	370
9	55	7	10	550
10	105	3	3	315
11	55	7	9	495
12	10	19	37	370
13	5	19	57	285

Zwischen je zwei Versuchen 2′ Pause.

Nro.	P	h	H	H×P
14	5	16	40	200
15	5	17	47	235
16	10	15	31	310
17	55	6	8	440
18	105	2	2	210
19	55	6	8	440
20	10	14	26	260
21	5	15	42	210

Zehn Minuten später.

Nro.	P	h	H	H×P
22	5	18	55	275

Nro. III a. Mittel zwischen den Versuchen mit gleicher Last.

Nro.	P	h	H	H×P
(2,6 etc.)	5	18	55	275
(1,8 etc.)	10	16	32	320
(3,5 etc.)	55	7	9	495
(4,10, 18)	105	3	3	315

Das Ergebniss dieser Versuchsreihen ist leicht in Worte zu fassen, besonders wenn man die mit Nr. I. a; II. a und III. a bezeichneten Tabellen in's Auge fasst, wo die Ermüdungseinflüsse möglichst eliminirt sind; dieselben sind indessen so gering, dass sie auch bei Betrachtung der unmittelbaren Versuchsdata das Gesetz nicht verdecken. Es lautet so: Die unter den beschriebenen Umständen vom Muskel bei seiner Zusammenziehung geleistete Arbeit wächst mit der Belastung bis zu einer gewissen Grenze und nimmt dann bei weiterer Steigerung der Belastung wieder ab.

Dieser Satz ist nicht etwa eine blosse Bestätigung des von Ed. Weber in seiner berühmten Abhandlung über Muskelbewegung aufgestellten ähnlich lautenden Satzes. Wir haben es vielmehr hier mit einem neuen Satze zu thun, einerseits weil sich in meinen Versuchen der Muskel unter wesentlich andern Bedingungen kontrahirt, andererseits weil Weber eine andere Grösse mit dem Namen der Muskelarbeit bezeichnet hat und zwar eine Grösse, welche nach dem Sprachgebrauche der Mechanik eigentlich nicht so bezeichnet werden darf. Der Unterschied der Versuchsbedingungen in meinen und in Webers Versuchen besteht 1) darin, dass in Webers Versuchen der tetanische Zustand sich während der Zusammenziehung erst entwickelte, in meinen aber beim Beginne der suZammenziehung schon vollständig entwickelt war; 2) darin, dass in Webers Versuchen die Zusammenziehung mit verschiedenen Längen des Muskels beginnt, nämlich mit um so grösserer, je grösser die zu hebende Last ist; denn dieser wird vorher gestattet, den ruhenden Muskel zu dehnen, in meinen Versuchen dagegen beginnt die Zusammenziehung

alle Mal mit derselben Länge des Muskels und zwar in den oben mitgetheilten Reihen mit derjenigen Länge, welche er ruhend mit 5 Gramm belastet annimmt.

Was den Begriff der durch eine Muskelzusammenziehung geleisteten Arbeit betrifft, so habe ich mich darüber schon an anderen Orten*) gelegentlich ausgesprochen, da indessen diese Aeusserungen dem Leser vielleicht nicht zur Hand sind, so erlaube ich mir, die Sache hier noch einmal zu erörtern. Die äussere Arbeit einer Muskelzusammenziehung wird im Allgemeinen in dem Augenblicke, wo dieselbe vollendet ist, d. h. wo sich der Muskel nicht weiter verkürzt, aus zwei Summanden bestehen. Ein Mal nämlich sind in der Regel schon die Wirkungen von Gegenkräften (resp. Widerständen) in irgend einem Maasse überwunden; es ist z. B. eine schwere Masse schon höher, als sie sich im Anfange der Zusammenziehung befand. Zweitens haben möglicherweise am Ende der Zusammenziehung durch die Wirkung derselben mit dem Muskel verbunden gewesene Massen gewisse Geschwindigkeiten und somit gewisse lebendige Kräfte erlangt. Dieser zweite Posten, in gleicher Einheit ausgedrückt, muss zum ersten addirt werden; die Summe ist offenbar die ganze geleistete Arbeit. In den praktisch vorkommenden Fällen ist das Verhältniss dieser beiden Posten zueinander ein sehr wechselndes. Ja es kann der zweite Posten möglicherweise vollständig gleich Null sein. Wenn wir z. B. die Sehne eines Bogens spannen, so wird keiner Masse eine merkliche lebendige Kraft ertheilt; die ganze geleistete Arbeit steckt hier im ersten Posten. Nehmen wir dagegen einen Sprung; hier ist im Augenblicke, wo die Streckmuskeln des Beines ihre Zusammenziehung vollendet haben, einerseits die Masse des Körpers schon etwas gehoben; es ist also eine gewisse Arbeit auf Ueberwindung der Schwere verwendet. Es hat aber gleichzeitig die Masse des Körpers eine gewisse Geschwindigkeit erlangt, was wir daran sehen können, dass diese Masse sich vom Boden erhebt, und eine Strecke weit frei in der Luft fliegt. In diesem Falle sind die beiden Posten der Arbeit vielleicht meist nicht sehr verschieden voneinander. Nehmen wir drittens den Fall eines Hammerschlages auf den Ambos. Hier ist die als erster Posten der Muskelarbeit definirte Grösse gar negativ, denn der freie Fall des Hammers wird schon mehr als genügen, die Widerstände, welche sich der Zusammenziehung der den Hammer abwärts treibenden Muskeln entgegenstellen, zu überwinden; der zweite Posten aber ist positiv, denn die Muskelzusammenziehung ertheilt dem Hammer eine weit grössere Geschwindigkeit, als er durch den blossen freien Fall erlangen würde.

---

*) Untersuchungen über elektrische Nervenreizung, Braunschweig 1864, S. 2. Medicinische Physik, 2. Auflage, Braunschweig 1866, S. 78.

Wirkt der Muskel — wie in unsern Versuchen — einfach der Schwere eines Gewichtes direkt entgegen, so bieten sich die beiden Posten der Arbeit, schon zur Summe vereint, der Messung dar, denn das Gewicht, nebst den damit verbundenen aequilibrirten Massen, steigt eben vermöge der am Ende des Muskelzuges erlangten Endgeschwindigkeit weiter, und man braucht eben nur die gesammte Steighöhe mit dem Gewichte zu multipliciren, um die Arbeit zu haben. Beiläufig mag noch bemerkt werden, dass die weiter oben gemachte Unterscheidung einer Gleichgewichtshöhe und Wurfhöhe nicht zu verwechseln ist mit der jetzt in Rede stehenden möglichen Zerlegung der Arbeit in zwei Summanden, denn wenn die Gleichgewichtshöhe überschritten ist, so ist noch keineswegs der Zug des Muskels beendet, er ist dann nur schwächer als der Zug der Schwere. Der Zug des Muskels hört vielmehr erst dann ganz auf, wenn derselbe diejenige Länge erreicht hat, die ihm ganz ohne Last im tetanisirten Zustande zukommt. Der definirte zweite Posten der Arbeit hat also nur in solchen Versuchen einen von Null verschiedenen Werth, wo überhaupt das Gewicht höher hinauf steigt, als der Länge des unbelasteten tetanisirten Muskels entspricht, was blos bei den kleineren Belastungen stattfindet.

3. Arbeit bei Kontraktion des vollständig tetanisirten Muskels von variabeler Anfangslänge.

Ich habe nun zweitens Versuchsreihen nach folgendem Plane angestellt: Sie bestehen einestheils aus Versuchen der vorigen Art, hinter jedem solchen ist aber ein Versuch der Weber'schen Art mit gleicher Belastung eingeschaltet, d. h. ein Versuch, in welchem man der angehängten Last zunächst gestattet, den ruhenden Muskel so weit zu dehnen, bis seine elastische Spannung der Last Gleichgewicht hält, dann wird der Muskel tetanisirt. In einem Punkte jedoch unterscheiden sich auch diese Versuche von den Weber'schen, was die Bedingungen angeht. Auch in ihnen nämlich ist das Rähmchen zunächst durch den Elektromagnet festgehalten und wird erst losgelassen, nachdem der Tetanus vollständig entwickelt ist. Da ich an meinem Apparate den Elektromagnet nicht verschieben konnte, so erforderten diese Versuche noch einige besondere Manipulationen, resp. Messungen am Stativ des Präparates, deren Beschreibung ich indessen weglasse, da sie zum Verständnisse der Versuchsreihen nichts beitragen.

Nachstehende Tabelle Nr. IV enthält die Ergebnisse einer solchen combinirten Versuchsreihe. Um die Versuche der zweiten Art vollständig darzustellen, muss natürlich der Tabelle noch eine Spalte hinzugefügt werden; sie ist mit T überschrieben und gibt

an, wie tief unter derjenigen Lage, von welcher aus die sämmtlichen Höhen gemessen werden, sich der Schreibstift zu Anfang der Zusammenziehung befand. Für einen Versuch der ersten Art kommt also in diese Spalte der Tabelle Null zu stehen. Ausserdem habe ich noch eine $(H + T) \times P$ überschriebene Spalte hinzugefügt, die aber nur bei den Versuchen der zweiten Art ausgefüllt ist. Sie misst hier, wie aus der Ueberschrift erhellt, die Gesammtarbeit, welche die Zusammenziehung geleistet hat.

Nro. IV. Muskel des lebenden Frosches.

Nro.	P	T	h	H	(H×P)	(H+T)×P
1	5	0	15	58	290	
2	10	0	12	31	310	
3	10	4	12	47	470	510
4	30	0	10	14	420	
5	30	10	8	26	780	1080
6	50	0	8	10	500	
7	50	14	5	11	550	1250
8	70	0	5	7	490	
9	70	16	4	6	420	1540
10	50	0	7	8	400	
11	50	13	6	13	650	1300
12	30	0	10	14	420	
13	30	9	11	26	780	1050
14	10	0	14	34	340	
15	10	5	15	50	500	550
16	5	0	18	62	310	

Nro. IV a. Mittel aus je zwei entsprechenden Versuchen mit gleicher Belastung.

Nro.	P	T	h	H	(H×P)	(H+T)×P
(1,16)	5	0	17.5	60	300	
(2,14)	10	0	13	32.5	325	
(3,15)	10	4.5	13.5	48.5	485	530
(4,12)	30	0	10	14	420	
(5,13)	30	9.5	9.5	26	780	1065
(6,10)	50	0	7.5	9	450	
(7,11)	50	13.5	5.5	12	600	1275
(8)	70	0	5	7	490	
(9)	70	16	4	6	420	1540

Ganz anschaulich hat man die Ergebnisse dieser Versuchsreihe graphisch dargestellt

in Fig. 1 vor Augen, und zwar sind die Mittelzahlen aus Nr. IV a zu Grunde gelegt. Die Abscissen sind die Belastungen und sind die betreffenden Zahlen an der Grundlinie angeschrieben. Die Höhe der Grundlinie entspricht der Lage, welche der Zeichenstift einnimmt, wenn der ruhende Muskel 5 Gramm im Gleichgewicht trägt. Als Ordinaten sind aufgetragen die Hubhöhen (*h*), die Wurfhöhen (*H*) und die Dehnungstiefen (*T*). Die Punkte, welche sich auf Versuche der ersten Art beziehen, sind mit einem Buchstaben auf der linken Seite der Ordinate bezeichnet, die Punkte für die Versuche der zweiten Art haben den Buchstaben auf der rechten Seite der Ordinate. Die Versuche mit 5 Gramm Last können natürlich sowohl denen der ersten als denen der zweiten Art zugeordnet werden, weil die Lage der Nulllinie, von der bei den Versuchen der ersten Art der Hub ausgeht, wie schon bemerkt dem Gleichgewicht des ruhenden Muskels mit 5 Gramm Last entspricht und bei den Versuchen der zweiten Art geht der Hub eben aus vom Gleichgewicht des ruhenden Muskels mit der Last Um die oft enorme Wurfarbeit in meinen Versuchen recht deutlich hervortreten zu lassen, gebe ich noch eine Reihe in graphischer Darstellung (siehe Fig. 2) von lauter Versuchen der zweiten soeben beschriebenen Art. Die Bezeichnungen entsprechen genau denen in Fig. 1. Bei 5 Gramm Last ist an der Wurflinie nur eine Pfeilspitze gezeichnet; dies soll bedeuten, dass hier die Wurfhöhe gar nicht gemessen werden konnte, indem der Zeichenstift weit über die Glastafel hinausgeschleudert wurde. Die Wurfhöhe für 5 Gramm war mindestens doppelt so gross als die hier gezeichnete Linie bis zur Pfeilspitze. Die zeitliche Reihenfolge der Versuche geht von rechts nach links. Mit jeder Last wurde nur ein Versuch angestellt, so, dass eine Elimination des Ermüdungseinflusses nicht statt haben konnte; doch scheint ein solcher kaum vorhanden gewesen zu sein.

Wenn der tetanisirte Muskel einmal dasselbe Ding ist, wie das andere Mal, so war zu erwarten, dass in der vorliegenden Versuchsreihe die Hubhöhe *h* für gleiche Belastung dieselbe sein werde, gleichgültig ob sie in einem Versuche der ersten oder der zweiten Art erscheint; denn diese Höhe ist ja nichts anderes, als die Höhe, auf welcher sich schliesslich die Last mit dem tetanisirten Muskel ins Gleichgewicht setzt. Ganz genau trifft das zwar in unserer Versuchsreihe nicht zu, aber doch immerhin so annähernd, dass man allenfalls berechtigt wäre, die Abweichungen bloss für zufällige Beobachtungsfehler zu erklären. Dies könnte um so eher zulässig erscheinen als die Abweichungen nicht durchweg im selben Sinne liegen. Für 10 Gramm Last ist nämlich *h* im Versuche der zweiten Art höher als im Versuche der ersten Art, für die anderen Belastungen ist es umgekehrt. Für dies letztere überwiegend häufig vorkommende Verhalten lässt sich übrigens ein in der Sache selbst liegender Grund geltend machen. Bei der Anstellungs-

weise unserer Versuche zerrt das aus der Wurfhöhe (*H*) herabfallende Gewicht erst den Muskel gewaltsam ehe sich das Gleichgewicht herstellt und dieser Ruck ist in den Versuchen der zweiten Art weit stärker, weil die Wurfhöhe meist grösser ist. als in den Versuchen der ersten Art. Daher kann vermöge der elastischen Nachwirkung in den Versuchen der zweiten Art das Gewicht tiefer unten stehen bleiben. Endlich mache ich noch darauf aufmerksam, dass eine eigentlich namhafte Abweichung überall nur bei der Belastung 50 Gramm vorkommt, die recht wohl in zufälligen entgegengesetzten Fehlern der Zahlen im 6. und 7. Versuch begründet sein könnte. In Anbetracht aller dieser Erwägungen dürften wir wohl den Satz gelten lassen, dass in der That der tetanisirte Muskel einmal dasselbe Ding ist, wie das andere Mal, unabhängig, ob er eine Last von einer ein für allemal bestimmten Lage an gehoben hat, oder jedesmal von der Lage an, in welcher sie mit dem ruhenden Muskel im Gleichgewicht ist.

In den Kurven *hh* . . und *TT* . . . haben wir nun die Dehnungskurven des tetanisirten Muskels einerseits und des ruhenden Muskels andererseits vor Augen. Ich habe sie beide hypothetisch nach links bis zur Belastung Nullordinate fortgesetzt (die punktirten Stücke). Beide Kurven zeigen die von Weber ihnen zugeschriebene Gestalt, welche eine mit wachsender Belastung abnehmende Dehnbarkeit bedeutet. In den besonderen Grössenverhältnissen weichen jedoch die Kurven der vorliegenden einzelnen Versuchsreihe von den numerischen Ergebnissen Webers bedeutend ab. In diesen nämlich zeigte sich die Dehnung des tetanisirten Muskels trotz seiner kleineren natürlichen Länge mit wenigen Ausnahmen stets absolut genommen so viel grösser als die des ruhenden Muskels, dass die Hubhöhe nach Webers Bezeichnungsweise (die Länge *Th* in unserer Figur) mit wachsender Belastung fast durchweg*) abnahm. Das ist hier nicht der Fall, vielmehr wächst die Hubhöhe *Th* in den Versuchen der zweiten Art mit wachsender Belastung bis zur Belastung von 70 Gramm. Aehnliches habe ich beim Muschelmuskel beobachtet, und später hat Heidenhain auch am Froschmuskel schon diese Erscheinung gesehen. Die absolute Dehnung ist also hier beim tetanisirten Muskel kleiner als beim ruhenden; wie sich's mit der relativen Dehnung oder der Dehnbarkeit verhält, kann ich nach den vorliegenden Versuchen nicht numerisch angeben, weil ich die Länge der Muskelfasern nicht gemessen habe. Soviel aber lässt sich wohl mit Bestimmtheit sagen, dass sich in der in Rede stehenden Versuchsreihe die Angabe Webers bestätigt, dass der tetanisirte Muskel bedeutend dehnbarer ist, als der

---

*) Einige Ausnahmen kommen allerdings vor und zwar gerade bei kleinen Belastungen auf den ersten Ermüdungsstufen. Siehe Webers Abhandlung S. 79, Tab. A 2. (wo übrigens durch einen Druckfehler unter 5 Gramm 33,8 statt 33,1 steht) Tab. B, 3 und 5, sowie Seite 80, Tab. D, 4.

ruhende; denn während die absoluten Werthe der Dehnung des tetanisirten Muskels nicht viel kleiner sind als die der Dehnung des ruhenden, ist die natürliche Länge des ersteren bedeutend kleiner. Die Dehnungen betragen also beim tetanisirten Muskel bedeutend grössere Bruchtheile der natürlichen Länge, als beim ruhenden.

Das augenfälligste neue Ergebniss der besprochenen Versuchsreihe lautet in Worte gefasst so: Die Gesammtarbeit der Kontraktion ist bedeutend grösser, wenn der Hub ausgeht von der Länge, bei welcher der Muskel in Ruhe der angehängten Last Gleichgewicht hält, als wenn er von einer kleineren Länge erst beginnt; dies war von vorneherein mit ziemlicher Sicherheit zu erwarten, aber es bringt im ersteren Falle der Muskel dieselbe Last auch höher über dasselbe Niveau hinauf, wenigstens wenn die Last eine gewisse Grenze nicht überschreitet. In unserer individuellen Versuchsreihe liegt diese Grenze zwischen 50 und 70 Gramm, denn bei 70 Gramm Last liegt schon die Wurfhöhe H für die zweite Versuchsart etwas niedriger über dem Niveau der Nulllinie als für die erste Versuchsart.

4. Die Weber'sche Theorie der Muskel-Kontraktion.

An die bisher mitgetheilten Thatsachen lassen sich nun mancherlei theoretische Betrachtungen anknüpfen, die namentlich desswegen von Interesse sein dürften, weil sie uns Winke geben für Anstellung neuer Versuche, welche weiter unten mitgetheilt werden sollen. Zunächst muss ich ausdrücklich hervorheben (was übrigens der Leser wohl schon meiner Bezeichnungsweise bei Beschreibung der Versuche angemerkt hat), dass ich mich durchaus auf den Boden der sogenannten Weber'schen Theorie der Muskelkontraktion stelle, d. h. ich sehe die Sache so an: Durch die Erregung wird der Muskel in einen Körper von anderer Gestalt (Länge) und andern elastischen Eigenschaften verwandelt und er setzt nun die mit ihm verbundenen Massen so in Bewegung, wie es die Gesetze der Elasticität unter den gegebenen Bedingungen vorschreiben. Bekanntlich haben sich gegen diese Theorie in den letzten Jahrzehnten mehrfach gewichtige Stimmen erhoben. Ich kann aber nicht finden, dass in den sämmtlichen Diskussionen irgend welcher stichhaltige Einwand dagegen vorgebracht wäre. Und dies ist auch absolut unmöglich, denn wir haben es gar nicht mit einer Theorie der Muskelkontraktion zu thun. Die sogenannte Weber'sche Theorie sagt gar nichts aus und will auch absolut gar nichts aussagen über den inneren Hergang bei der Muskelkontraktion, sie ist eben bloss eine präcise Formulirung der Thatsachen. Ob bei der Muskelzusammenziehung elektrische Ströme, Wärme, Oscillationen, anziehende

Kräfte in der Längsrichtung oder vielleicht abstossend in der Querrichtung der Faser eine Rolle spielen, ob der Process in der ganzen Faser in jedem Augenblicke überall derselbe ist, oder ob er rasch hin und hergeht, so dass der gröblich sichtbare Zustand nur ein Mittel zwischen fortwährend schwankenden Zuständen ist — das Alles ist vollkommen gleichgültig; immer ist man berechtigt, die Thatsachen in der von Weber so überaus glücklich gewählten Ausdrucksweise darzustellen In der That, was ist denn eigentlich die Elasticität? Suche ich das Gemeinsame aller der Erscheinungen, welche man als Aeusserungen dieser Eigenschaft auffasst, so finde ich keine engere Definition, als diese: Elasticität nennen wir diejenige Eigenschaft eines Körpers, vermöge deren seine molekulären Kräfte oder Bewegungen zusammenhängende Massen als solche in Bewegung bringen können, und zwar unter Vermittelung einer Gestaltänderung des Körpers in der Art, dass jene zusammenhängenden Massen in die bei der Gestaltänderung erfolgende Bewegung irgend welcher Oberflächentheilchen des Körpers mit hineinbezogen werden. Dass hierzu ausserdem noch Molekularkräfte zwischen den Oberflächentheilchen des als zusammenhängende Masse bewegten Körpers und des elastischen Körpers nöthig sind, ist eine Sache für sich, die mit der Elasticität nichts zu schaffen hat.

Ich kann wie gesagt keine engere Definition finden, welche die Elasticität der Gase, starrer Körper, biegsamer Fäden etc. umfasst. Nun sagt aber diese Definition nichts aus und darf auch nichts aussagen über die Natur der inneren Kräfte, welche die Bewegung der Oberflächentheilchen und damit verbundener fremder Massen hervorbringt Wir wissen ja in den meisten Fällen gar nichts von diesen Kräften und auch da, wo wir eine bestimmtere Ahnung von den inneren Vorgängen haben, wie z. B. bei den Gasen, hindert uns dies nicht im mindesten, den Effekt mit dem Namen Elasticität zu belegen Mir scheint es auch keineswegs widersinnig, von Elasticität zu sprechen, wenn etwa die Elektricität bei den Gestaltänderungen eine Rolle spielt, wie in dem Beispiel, das Volkmann unter andern der Weber'schen Theorie entgegengehalten hat Dasselbe bestand bekanntlich darin, dass er sagte: man stelle sich eine elastische Drahtspirale vor und denke sich dieselbe plötzlich von einem elektrischen Strome durchflossen, sie wird alsdann ihre Gestalt verändern und wird auch vielleicht fremde Massen, die an ihr Ende angeknüpft sind, bewegen Niemand, meint Volkmann, wird diese Wirkung eine elastische nennen. Natürlich ist der ganze Streit hierüber nur ein Streit über den Sprachgebrauch, aber ich muss gestehen, dass es mir keineswegs dem Sprachgebrauche der Physik zuwider scheint, wenn man sagen wollte: Die durchflossene Spirale hat eine andere natürliche Gestalt und Länge und andere elastische Kräfte, wie die nicht durchflossene, und wenn sie sich im undurchflossenen Zustande mit einer angehängten Last

ins Gleichgewicht gesetzt hatte und nun durchflossen wird, so zieht sie sich zusammen und hebt die Last vermöge der elastischen Kräfte. Ja es würde gewiss möglich sein, nur viel Zeit und Geld erfordern, aus Drahtspiralen allenfalls mit Eisenkernen einen Körper zu konstruiren, der sich genau so verhielte wie ein Muskel, wenn der tetanisirte Zustand dem durchflossenen der Spiralen entsprechen sollte, und warum sollte man einen solchen Körper im durchflossenen Zustande nicht einfach einen elastischen nennen. Jedesfalls müsste dies derjenige thun, der von der inneren Einrichtung des Körpers so wenig wüsste als wir von der inneren Einrichtung des Muskels wissen, aber auch derjenige, dem die innere Einrichtung bekannt wäre, würde, glaube ich, nicht gegen den angenommenen Sprachgebrauch der Physik verstossen, wenn er die Resultirende aus allen den inneren Kräften, sofern sie fremde Massen unter Vermittelung der Gestaltveränderung in Bewegung setzt, elastische Kraft nennte. Ein solcher Verstoss würde nach meinem Sprachgefühl nur dann begangen werden, wenn man von Elasticität da sprechen wollte, wo die elektrischen Kräfte eines Körpers ganz direkt auf einen anderen bewegend einwirkten, wenn z. B. eine geriebene Glasröhre ein Papierschnitzel in die Höhe hebt; da kann nicht gesagt werden, die Elasticität der Glasröhre hebt das Papierschnitzel, weil es nicht unter Vermittelung einer Gestaltänderung der Glasröhre geschieht.

Da über diesen Gegenstand viel Discussion gepflogen ist und noch immer Meinungsverschiedenheit zu bestehen scheint, so sei es mir erlaubt, noch ein anderes fingirtes Beispiel zu bringen, wo meiner Ansicht nach die Wirkung elektrischer Kräfte »Elasticität« genannt werden dürfte. Man denke sich in einem geschlossenen Raume ein Aggregat von unendlich leichten Kügelchen, die sämmtlich mit gleichnamiger Elektricität geladen sind. Die Wände dieses Raumes, wenn auch absolut unelektrisch, werden von diesem Aggregate*) ähnlich wie von einer Gasmasse einen Druck erleiden, den man ganz füglich einer Elasticität des Aggregates zuschreiben dürfte, denn eine Bewegung der Wände würde ja nur erfolgen unter Vermittelung einer Gestaltänderung des Aggregates.

Man hat andererseits**) der Weber'schen Theorie entgegengehalten, »die von der»selben geforderte natürliche Form des thätigen Muskels sei nur ein Ideal, zu dessen »Realisirung erst andere Kräfte, die elastischen, nöthig werden Man sollte meinen, dass »derselbe Einfluss, welcher dem Muskel die neue Form zudiktirt, auch die wirkliche Her»stellung derselben bewirken müsste ohne anderweitiger Kräfte dazu bedürftig zu sein.«

*) Vermuthlich würden sich die sämmtlichen Kügelchen an die Oberfläche begeben, das thut aber nichts zur Sache.

**) Heidenhain, Mechanische Leistung etc. Leipzig 1864, S. 177.

Ganz gewiss ist diese Ueberlegung an sich vollkommen richtig, aber sie widerspricht auch nicht im mindesten der Weber'schen Theorie, denn diese sagt über die Natur der Kräfte, deren resultirende sie als elastische Kraft bezeichnet, gar nichts aus, am aller wenigsten aber behauptet sie, dass die Kräfte, welche die neue Form herstellen, andere wären als die, welche sie dem Muskel zudiktiren. Ein aller Welt geläufiges Beispiel wird gewiss jeden Zweifel zerstreuen. Wenn wir die Pulverladung in einer Büchse entzünden, so kommt dem Körper vermöge der Umlagerung der Atome zu andern Verbindungen und vermöge der erhöhten Temperatur eine andere natürliche Form, namentlich ein mehrere tausend Male grösseres Volum zu; so lange er diese neue Form noch nicht angenommen hat, übt er einen grossen Druck auf die Wände, deren eine durch die Kugel gebildet wird, aus und setzt sie in Bewegung. Niemand nimmt nun Anstoss daran, wenn gesagt wird, die Elasticität der Verbrennungsgase treibt die Kugel aus dem Rohre, und es denkt Niemand daran, der Ausdruck involvire die Meinung, dass diese elastischen Kräfte andere wären, als diejenigen, die dem Aggregate von Kohlenstoff-, Sauerstoff- etc. Atomen die neue Form vorschreiben.

Dies Beispiel kann auch noch dazu dienen, einen andern Zweifel zu beseitigen, der hier und da aufgetaucht zu sein scheint. Es kommt mir nämlich vor, als ob bei Manchen das Missverständniss obwalte, die Weber'sche Theorie verlange, dass der Uebergang aus dem einen in den anderen Zustand absolut momentan sein müsste, und die Zuckung müsse nun so verlaufen wie bei einem theilweise entlasteten Körper von konstanter Elasticität*), obgleich Helmholtz in seiner berühmten Untersuchung über den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung diesen schon vom Standpunkte der Weber'schen Theorie aus beleuchtet hat. In der That verlangt diese Theorie keineswegs, dass der Uebergang aus dem Anfangszustand in den Endzustand (welchen wir einstweilen als den vollen Tetanus betrachten wollen) ein momentaner sei. Auf die schliessliche Gleichgewichtshöhe hat die Art des Uebergangs keinen Einfluss, und deshalb brauchte Weber, der sich ausschliesslich mit dieser beschäftigte, keine Rücksicht darauf zu nehmen. Sie hat aber Einfluss auf manche andere Umstände, wovon weiter unten noch ausführlicher zu sprechen ist. Hier soll nur gezeigt werden, dass sich alle Betrachtungen über diese Punkte gerade auf dem Boden der Weber'schen Theorie allein streng führen lassen, und dazu soll uns

*) Ein Missverständniss dieser Art liegt vielleicht in der Abhandlung von Harless (Denkschriften der Münchener Akademie, Bd. IX) versteckt. Indessen kann ich es nicht mit voller Bestimmtheit behaupten, da mir die Ziele der Harless'schen Arbeit nicht klar geworden sind.

das fragliche Beispiel dienen. In unserm Beispiel ist eben auch der Uebergang aus dem Anfangszustand (Pulver) in den Endzustand (Gas von hoher Temperatur) nicht momentan und die mechanische Wirkung fällt in die Zeit des allmählichen Ueberganges. Theilen wir beispielsweise die Zeit der Explosion in 10 gleiche Theile, und denken uns zunächst der Einfachheit wegen im Anfange jedes Zehntels explodirte ein Zehntel der Masse momentan, dann gilt für das erste Zehntel der Zeit eine gewisse natürliche Form der Masse, der sie zustrebt. Vermöge dieses Strebens wird die Kugel schon bewegt und die wirkliche Form verändert; für das zweite Zehntel der Zeit ist aber wieder eine andere Form (noch grösseres Volum) die natürliche, da aber die wirkliche Form schon nicht mehr die ursprüngliche ist, so übt die Masse jetzt keinen so grossen Druck auf die Kugel aus, wie er ausgeübt worden wäre, wenn die zwei Zehntel auf einmal momentan explodirt hätten u. s. w. Ganz analog ist der Vorgang im Muskel, wenn man der angehängten Last gestattet zu steigen, während noch der Tetanus in der Entwicklung begriffen ist, dann ist eben in jedem Augenblicke die natürliche Form eine andere und die Differenz zwischen der wirklichen und natürlichen Form, welche für die elastische Kraft — Spannung — maassgebend ist, muss in jedem Augenblicke von einer andern natürlichen Form aus gerechnet werden. Wir haben von diesem Vorgange weiter unten noch ausführlicher zu handeln.

Ein fernerer Einwand gegen die Weber'sche Theorie könnte wohl auf die Bemerkung gegründet werden, dass beim erregten Muskel zur Erhaltung der gleichen Spannung bei gleich bleibender Länge ein fortwährender chemischer Process nöthig ist. In der That besteht ja der tetanische Zustand in einem chemischen Processe, der sich namentlich durch die Wärmeentwickelung ankündigt. Nun könnte man etwa sagen, dass bei einem elastischen Körper sonst die Spannung lediglich Funktion der Gestalt sein müsse, und bei gleich bleibender Gestalt (Länge, Volum etc.) auch die Spannung dieselbe bleiben müsse, ohne weiteres Zuthun. Dies ist aber durchaus nicht allgemein richtig, man braucht nur daran zu erinnern, dass die elastische Spannung einer Gasmasse nicht lediglich Funktion des Volums, sondern auch der Temperatur ist, und dass z. B. eine Luftmenge, die von kälteren Körpern umgeben ist, ihre Spannung auch bei gleichbleibendem Volum nur behaupten kann, wenn ihr von irgend einer Seite her fortwährend Wärme zugeführt wird. Man kann sich leicht ein Beispiel der Art denken, was ganz die in Rede stehenden Verhältnisse des Muskels wieder gibt. Es sei etwa ein Cylinder, in dem sich ein Kolben bewegen kann, mit einer gewissen Luftmenge gefüllt und durch ihre Spannung werde der Kolben in einer gewissen Höhe im Gleichgewicht gehalten (der belastete

ruhende Muskel). Nun werde im Inneren des Cylinders eine Flamme entzündet, den Sauerstoff liefere ein ebenfalls im Cylinder enthaltenes Präparat, und die gebildeten Gase sollen in gleichem Maasse absorbirt werden. Nun wird die Temperatur wachsen, und der Kolben kann sich beim alten Volum nicht mehr im Gleichgewicht halten, er steigt auf (das am Muskel hängende Gewicht steigt bei Tetanisirung desselben). Dieses Steigen wird Jeder ohne Bedenken eine Wirkung der Elasticität nennen. Auf der erlangten Höhe wird sich aber der Kolben nur halten können, wenn der Verbrennungsprocess im Cylinder fortdauert (wie das Gewicht am Muskel nur gehoben bleibt, wenn der Tetanus, der auch ein Verbrennungsprocess ist, fortdauert), gleichwohl bezeichnet man die neue grössere Spannung der Gase im Innern des Cylinders als »elastische«.

Endlich glaubt Heidenhain die Weber'sche Theorie ganz direkt widerlegt zu haben, indem er gezeigt hat, dass der Betrag der chemischen Processe im Muskel und damit der finale Zustand oder die finale Form, welcher der Muskel zustrebt, nicht allein abhange von dem Reizquantum, welches ihm zugeführt wird, sondern auch noch von den Umständen, unter welchen er sich kontrahirt, namentlich von dem Gewichte, welches er dabei hebt. Nehmen wir nun auch an, dieser Satz wäre über allen Zweifel erwiesen, so wäre damit die Weber'sche Theorie keineswegs widerlegt; sie ist eben gar nicht widerlegbar, weil sie, wie schon gesagt, bloss ein anschaulicher Ausdruck für die Thatsachen, keine Theorie vom inneren Vorgang ist. Dass der Heidenhain'sche Satz mit Webers Theorie nicht im Widerspruche steht, können wir uns abermals an dem Beispiele eines Büchsenschusses klar machen. Legen wir bei einer Büchse älterer Einrichtung (wo die Patrone in der Nähe des hinteren Endes angezündet wird) die Kugel locker auf, so spritzt bekanntlich ein guter Theil des Pulvers unverbrannt aus dem Laufe heraus. Drücken wir dagegen die Kugel mit einem Pflaster fest in die Züge des Laufes, so dass der Widerstand gegen die elastischen Kräfte gross ist, so verbrennt die Ladung vollständig. Hier ist also der finale Zustand der Ladungsmasse auch abhängig von den Widerständen, ein Mal nur halb verbranntes Pulver, daher kleines Volum; das andere Mal ganz verbranntes Pulver, daher grosses Volum. Trotzdem sieht Niemand hierin eine Widerlegung einer der Weber'schen analogen Theorie vom Büchsenschuss, welche das Forttreiben der Kugel als Wirkung der Elasticität ansieht. Warum sollte nicht ebenso bei der Muskelzusammenziehung der Betrag der entwickelten elastischen Kräfte abhängig sein können von den äusseren Umständen, unter welchen diese Kräfte entwickelt werden. Ich komme übrigens später noch ein Mal auf einen Theil der hierher gehörigen Heidenhain'schen Versuche zu sprechen, und werde daselbst zeigen, dass sie auch in ganz an-

derer Weise mit der Weber'schen Theorie, wie ich sie auffasse, in Einklang zu bringen sind.

Wenn ich in diesem Exkurs etwas ausführlicher geworden bin, als es der nächste Zweck dieser Arbeit erfordert, so hat dies darin seinen Grund, dass ich nichts versäumen wollte, was zur Aufklärung der so überaus wichtigen Grundbegriffe dienen konnte.

5. Theorie der Bewegung eines Gewichtes durch einen elastischen Faden.

Nachdem wir uns nunmehr von der Sicherheit des Bodens, den die Weber'sche Theorie abgibt, überzeugt haben, können wir auf demselben die theoretische Betrachtung der oben mitgetheilten Versuchsreihen unternehmen, um zu sehen, welche Schlüsse sich daraus über die elastischen Eigenschaften des Muskels entwickeln lassen.

In unsern Versuchen ist die Zusammenziehung in der That zu betrachten als die eines Körpers von konstanter Elasticität, da wir ja den Tetanus erst vollständig zur Entwickelung bringen, ehe wir die Zusammenziehung beginnen lassen. Allerdings ist der tetanisirte Muskel bekanntlich nicht von so konstanter Elasticität und Form wie eine Metallfeder. Ich habe das in meinen eigenen Versuchen oft gesehen, und jeder, der sich mit derartigen beschäftigt hat, wird es bemerkt haben, dass manchmal der Tetanus noch Sekundenlang im Zunehmen begriffen ist, manchmal sofort nach der Entwickelung abnimmt. Bei einem Muskel, welcher sich so verhält, macht es natürlich in Versuchen unserer Art einen grossen Unterschied, in welchem Augenblick man das Rähmchen loslässt; bei zunehmendem Tetanus bekommt man einen um so höheren Wurf, je später man loslässt; bei abnehmendem einen um so kleineren. Diese Erscheinungen sind für sich ein interessanter Gegenstand der Untersuchung, aber hier müssen sie bei Seite gelassen werden; wir müssen unsere Erörterungen auf solche Fälle beschränken, wo der Tetanus wenigstens während der kurzen Versuchsdauer hinlänglich konstant bleibt, um den tetanisirten Muskel als einen Körper ansehen zu dürfen, der eine während der ganzen Versuchsreihe konstante natürliche Form und Elasticität besitzt. Dass übrigens solche Fälle wirklich vorkommen, ergibt sich am sichersten aus den Versuchsreihen selbst.

Wir haben nun, um unsere Versuche mit der Theorie zu vergleichen, folgendes Problem zu lösen: Ein elastischer Faden d. h. ein Körper, der nur Zug nicht Druck ausüben kann, ist verbunden mit einer um eine feste Axe drehbaren Masse (das Myographionrähmchen mit Last), deren Schwerpunkt ausserhalb der Axe liegt. Im Anfangsaugenblicke (dem Augenblicke, wo der Elektromagnet das Rähmchen loslässt) ist die

Masse in Ruhe, aber in einer solchen Lage, dass das Moment des Zuges des gedehnten elastischen Fadens grösser ist, als das Moment der Schwere in entgegengesetztem Sinne. Die Masse muss sich also mit dem am Faden angeknüpften Theile aufwärts drehen. Es ist die Lage der Masse als Funktion der Zeit zu bestimmen. Natürlich ist das erste Erforderniss für die Lösung dieses Problemes, dass man das Gesetz kenne, nach welchem bei dem elastischen Faden die Spannung mit der Dehnung wächst, damit man wisse, mit welcher Kraft er an der Masse in jeder bestimmten Lage derselben zieht. Uebrigens ist die schliessliche Lösung nur dann in einem geschlossenen Ausdrucke darstellbar, wenn die Spannung der Dehnung proportional gesetzt wird, und ausserdem noch einige einschränkende Bedingungen erfüllt sind, nämlich die, dass der Faden immer annähernd in derselben Richtung zieht, und dass überall keine sehr grosse Ausschlagswinkel vorkommen. Die Lösung besteht in zwei Gleichungen, die eine gilt so lange die Masse so tief steht, dass der Faden noch über seine natürliche Länge gedehnt ist. So wie die Masse höher hinauf kommt, schwingt sie nach dem Gesetze eines der Schwere allein unterworfenen Pendels, denn der Faden hat alsdann keine Spannung mehr, und wirkt nicht mehr auf die Masse.

Ich kann es übrigens unterlassen, die vollständige Lösung des so vereinfachten Problemes mitzutheilen, da hier für uns nur eine theilweise Lösung Interesse hat. Indem wir nämlich in den Versuchen auf die Zeit gar keine Rücksicht genommen haben, können wir auch aus den theoretischen Entwickelungen die Zeit ganz fortlassen, und uns auf die Frage beschränken, wie hoch muss die Masse unter bestimmten Bedingungen steigen. Wir können dabei von der Masse des Rähmchens selbst ganz abstrahiren, da diese, wie früher bemerkt wurde, aequilibrirt war, wir haben es bloss zu thun mit dem auf die Wagschale gelegten Gewichte, das dem Zuge des Fadens genau entgegen wirkte, indem derselbe, wie aus der Beschreibung unserer Versuchsbedingungen erhellt, immer nahezu senkrecht aufwärts ging. Das aequilibrirte Rähmchen hat nur auf die Zeit Einfluss, welche zur Bewegung gebraucht wird; die Steighöhe hängt nicht davon ab.

Die Steighöhe des Gewichtes zu bestimmen, ist nun eine sehr einfache Aufgabe, die in jedem Falle gelöst werden kann. Es gilt nämlich einfach die Höhe des Gewichtes zu finden, auf welcher die Geschwindigkeit desselben gleich Null ist. Dies kann aber nur in dem Punkte der Bahn stattfinden, wo die im ganzen auf die Masse des Gewichtes verwandte Arbeit gleich Null ist, wo also die beim Steigen geleistete negative Arbeit der Schwere gleich ist der dabei geleisteten positiven Arbeit des elastischen Fadens. Die Höhe, welche dieser Gleichung genügt, ist die gesuchte Steighöhe des Gewichtes.

Die Arbeit des Fadens ist nun $\int s\,dl$, wenn wir mit l die variabele Höhe des Gewichtes über seiner Anfangslage bezeichnen und mit s die variabele Spannung des Fadens, welche offenbar lediglich Funktion von l ist, da ja l nichts anderes ist als die Differenz zwischen der ursprünglichen Dehnung des Fadens und der in dem betrachteten Augenblicke stattfindenden. Bezeichnen wir die anfängliche Dehnung des Fadens mit λ_0 (ausgedrückt in der gewöhnlichen Längeneinheit z. B. dem Millimeter, nicht etwa in Bruchtheilen der natürlichen Länge), so ist $\int_0^{\lambda_0} s\,dl$ die ganze Arbeit, welche der Faden bei seiner Zusammenziehung von der ursprünglichen Dehnung bis zu dem Augenblicke, wo er gar nicht mehr gedehnt ist, leistet. Dies ist eine bloss von λ_0 abhängige Grösse, die wir also bei konstantem λ_0 (konstanter Anfangsspannung), als Konstante ein für alle Mal berechnen können und mit A bezeichnen wollen.

Andererseits ist die negative Arbeit der Schwere, wenn das Gewicht P auf die Höhe H gestiegen ist, einfach $P \times H$. Wir müssen nun für die numerische Auswerthung zwei Fälle unterscheiden. Sowie $P > \frac{A}{\lambda_0}$ oder $P\lambda_0 > A$ ist, so kann die ganze Steighöhe H nicht einmal so gross als λ_0 sein. Es muss alsdann, schon ehe die Höhe erreicht ist, bei welcher der Faden seine natürliche Länge hat, ein Punkt kommen, für welchen die negative Arbeit der Schwere der bis zu diesem Punkte geleisteten positiven Arbeit des Fadens gleich ist, die letztere ist aber offenbar $\int_0^H s\,dl$, dies wäre also gleich zu setzen $P \times H$ und aus der Gleichung $\int_0^H s\,dl = P \times H$ wäre H zu bestimmen. Auf der so bestimmten Höhe H wird alsdann das Gewicht zur Ruhe kommen, und wenn es nicht unterstützt wird, wieder herunter sinken.

Ist dagegen $P < \frac{A}{\lambda_0}$ oder $P \times \lambda_0 < A$, dann tritt vor Erreichung der Höhe λ_0 offenbar kein Punkt ein, wo die negative Arbeit der Schwere der positiven Arbeit des Fadens gleich kommt. Das Gewicht wird also die Höhe λ_0 zunächst erreichen. Von diesem Punkte an hört aber die positive Arbeit des Fadens auf, dagegen dauert die negative Arbeit der Schwere noch fort, wenn das Gewicht mit der auf der Höhe λ_0 erlangten Geschwindigkeit weiter steigt, und es dauert eben dies Steigen so lange bis $P \times H = \int_0^{\lambda_0} s\,dl = A$ geworden ist.

Für Fälle dieser letzteren Art, wo $P < \frac{A}{\lambda_0}$ fordert also die Theorie eine Steighöhe H einfach $= \frac{A}{P}$ oder eine dem Gewicht P umgekehrte proportionale Steighöhe, und es wäre in allen solchen Fällen, vorausgesetzt dass wir immer von dèrselben Anfangsdehnung λ_0 ausgehen, immer am Ende des Wurfes dieselbe Arbeit A geleistet. Fassen wir das Ergebniss für beide Arten von Fällen in Worten zusammen: Wenn wir einen elastischen Faden immer von derselben Anfangsspannung aus mit verschiedenen Lasten (welche selbstverständlich alle kleiner sein müssen als die Anfangsspannung) sich selbst überlassen, so bringt seine Zusammenziehung Lasten, die unter einer gewissen Grenze $\left(\frac{A}{\lambda_0}\right)$ liegen, auf Höhen, welche den Lasten umgekehrt proportional sind, Lasten aber, welche über dieser Grenze liegen, bringt die Zusammenziehung nicht so hoch, als der umgekehrten Proportionalität entspricht. Die Zusammenziehung leistet also an allen Lasten unter jener Grenze dieselbe Arbeit (A). An Lasten über jener Grenze aber weniger Arbeit, und zwar um so weniger, je grösser die Last ist.

6. Vergleichsversuche mit leblosen elastischen Körpern.

Das Resultat des vorhergehenden Abschnittes ist abgeleitet unter der Annahme, dass die Elasticität des Fadens eine vollkommene ist, d. h., dass zur Verschiebung der Moleküle desselben selbst bei der Zusammenziehung keine Arbeit verbraucht wird. Wir wollen nun zunächst sehen, wie bei einigen leblosen elastischen Körpern die Resultate des Versuches zu denen der Rechnung stimmen. Ich habe solche Versuche angestellt mit Spiralfedern von Messingdraht und Kautschukstücken theils in Form von Röhren, theils in Form von Streifen. Eine Spiralfeder entspricht für sich nicht unserer Definition eines elastischen Fadens, denn sie kann ebensowohl Druck als Zug ausüben, allein es ist leicht die Feder an unserem Apparate lediglich durch Zug d. h. wie einen Faden wirken zu machen, man braucht sie eben nur unter Vermittelung eines biegsamen Fadens an dem Rähmchen zu befestigen. Die Versuche sind ganz ähnlich angestellt wie mit dem Muskel, das Rähmchen wird in der Lage vom Elektromagnet gehalten, in welcher die Feder um ein gewisses Stück (λ_0) gedehnt ist, nun wird das betreffende Gewicht auf die Wagschale gelegt und der Elektromagnet unmagnetisch gemacht, worauf das Rähmchen aufgeworfen wird und die Zeichenspitze schreibt ihre Bahn auf die bewusste Platte, auch hier wird

nach Herstellung des Gleichgewichtes die Platte ein wenig verschoben, um die Gleichgewichtshöhe hernach messen zu können.

Nachstehende Tabelle giebt eine Versuchsreihe an einer Messingfeder ganz in der Weise, wie oben die Versuchsreihen am Muskel gegeben sind; auch hier ist nicht die Höhe des Gewichtes selbst, sondern die Höhe des Zeichenstiftes über seiner Anfangslage in den Rubriken h und H aufgeführt Man kann aber die Höhe des Zeichenstiftes geradezu für die Höhe des Gewichtes nehmen, wenn man sich letztere in einer anderen Einheit ausgedrückt denkt.

Nr. V Messingfeder.

Nro.	Last P	h	H beobach.	H berechn.	H×P beobach.	H×P berechn.
1	2	48	—	—	—	—
2	12	38	105	116	1260	1400
3	22	28	60	64	1320	1400
4	32	20	40	43	1280	1376
5	42	11	22.7	25	953	1050
6	52	3	5.7	7	296	364

Nr. VI. Messingfeder, jede beobachtete Zahl h ist das Mittel aus zwei Versuchen.

Nro.	P	h	H beobach.	H berechn.	H×P beobach.	H×P berechn.
1	5	36.5	—	—	—	—
2	20	29	82	92.1	1640	1843
3	30	26	56	60.7	1680	1843
4	40	21	42	46	1680	1843
5	50	17.5	34	36.8	1700	1840
6	60	14	28	29	1680	1740
7	70	10	20	21	1400	1470
8	80	6.5	13	13	1040	1040
9	90	2.5	5	5.5	450	495

Die Berechnung der Wurfhöhe H und der theoretisch zu leistenden Arbeit für jeden Werth von P macht sich in diesen Fällen höchst einfach. Man sieht es nämlich den Zahlwerthen für h schon an und bemerkt es noch deutlicher, wenn man die Reihen graphisch darstellt, dass für unsere Messingfedern die Dehnungskurve eine gerade Linie ist, oder dass die Dehnungen den Belastungen proportional wachsen. Nun habe ich durch graphische Interpolation erstens den Punkt bestimmt, wo das Gewicht Null (oder eigentlich die Zeichenspitze bei Belastung Null) hätte stehen müssen, wenn es an

der Feder im Gleichgewicht gehängt hätte, d. h. wenn eben die Feder gar nicht gedehnt gewesen wäre. Aus direkten Versuchen lässt sich dieser Punkt begreiflicherweise nicht gut bestimmen. Die Höhe dieses Punktes über der in allen Versuchen einer Reihe gleichen Anfangslage nenne ich λ_0. Sie misst also die jedesmal zu Anfang des Hubes statthabende Dehnung der Feder. Ebenso kann man durch graphische Interpolation die zu dieser Anfangsdehnung gehörige Anfangsspannung finden. Sie ist die Abscisse des Durchschnittspunktes der Dehnungskurve mit der Abscissenaxe, in welcher ja die angehängten Lasten, d. h. die Spannungen aufgetragen sind. Diese der Ordinate $h = o$ entsprechende Abscisse oder, was dasselbe sagt, die der Dehnung λ_0 entsprechende Anfangsspannung bezeichne ich mit P_0.

Da die Dehnungskurve eine gerade Linie ist, also wenn die variabele Dehnung l genannt wird $s = P_0 \frac{\lambda_0 - h}{\lambda_0}$ ist, so ist die ganze Arbeit, welche die Feder bei der Zusammenziehung bis zur natürlichen Länge leisten kann oder $\int_0^{\lambda_0} s\, dl$ gemessen durch den rechtwinkelig dreieckigen Flächenraum, dessen eine Kathete P_0, dessen andere Kathete λ_0 ist, also $= \frac{1}{2} P_0 \lambda_0 = A$. Für die Fälle der zweiten Art $(H < \lambda_0)$ hat man die Arbeit $\int_0^H s\, dl = P_0\, H - \frac{1}{2} \frac{P_0}{\lambda_0} H^2$ und es findet sich also die Steighöhe H für die Belastung P aus der Gleichung $P \times H = P_0\, H - \frac{1}{2} \frac{P_0}{\lambda_0} H^2$ oder $P = P_0 - \frac{1}{2} \frac{P_0}{\lambda_0} H$ das heisst $H = 2\lambda_0 \frac{P_0 - P}{P_0}$.

Für die erste der fraglichen Versuchsreihen (Nr. V) ergab nun die graphische Interpolation $\lambda_0 = 50$; $P_0 = 56$ also $A = \frac{1}{2} \lambda_0\, P_0 = 1400$. Für die zweite Versuchsreihe (Nr. VI) $\lambda_0 = 38$; $P_0 = 97$; $A = 1843$.

Mit Hülfe dieser Werthe wurden die Grössen H und $H \times P$ für jedes P berechnet. Man sieht, dass die beobachteten Werthe sämmtlich hinter den theoretischen Werthen zurückbleiben, zum Theil mag dies daher rühren, dass ein wenig Arbeit zur Ueberwindung der äusseren Widerstände im Apparat verwandt wird, zum andern Theil mag es auch daher rühren, dass die wahre Dehnungskurve ein klein wenig konvex gegen die Abscissenaxe verlauft, was namentlich bei der ersten Versuchsreihe augenfällig ist. Ein Theil der Abweichung ist aber wohl doch aus einem Arbeitsverlust in der Feder selbst zu erklären.

Im Ganzen sind übrigens die Abweichungen zwischen Beobachtung und Rechnung so

klein, dass wir der Messingfeder eine ziemlich vollkommene Elasticität zuzuschreiben berechtigt sind.

Ganz anders verhält sich nun schon ein prismatisches Kautschukstück. Es mag genügen eine solche Versuchsreihe anzuführen. Jede Zahl der Tabelle in den Rubriken h und H ist das Mittel aus zwei Versuchen, die in ähnlicher Art wie die Versuche am Muskel geordnet waren, um die Einflüsse der bleibenden Veränderung des Kautschuk möglichst zu eliminiren.

Nr. VII. Kautschukrohr.

Nro.	P	h	H	H×P	E	V
1	10	20	78	780	1145	365
2	20	17	40	800	1145	345
3	30	14.5	26.5	795	1145	350
4	40	11.5	20.5	820	1141	321
5	50	10	17	850	1102	252
6	60	8.5	13.5	810	998	188
7	70	6.5	10.5	735	858	123
8	80	5	8	640	705	65
9	90	3.5	6	540	560	20

Die graphische Interpolation ergiebt für diese Versuchsreihe $\lambda_0 = 23$ und $P_0 = 109$. Die Dehnungskurve zeigt sich zwar merklich konvex gegen die Abscissenaxe, indessen können wir sie doch noch in erster Annäherung als gerade Linie betrachten und die obigen einfachen Formeln anwenden. Um dabei den Fehler nicht zu gross werden zu lassen, können wir in den Rechnungen $\lambda_0 = 21$ statt $= 23$ setzen. Weil hier die wirklich am Gewichte geleistete Arbeit zu sehr hinter der theoretisch geforderten zurückbleibt, habe ich nicht das theoretisch geforderte H berechnet, sondern andere Grössen, die für den vorliegenden Fall mehr Interesse haben. Erstens nämlich die von den elastischen Kräften überhaupt wirklich geleistete Arbeit, die in den Fällen wo H grösser als λ_0 ist, wo also der Faden sich bis zur natürlichen Länge vollständig zusammengezogen hat, nothwendig allemal $= \frac{1}{2} \lambda_0 P_0$ sein muss. Dies gilt von Nr. 1, 2, 3 unserer Tabelle. In den Fällen aber, wo $H < \lambda_0$ ist, hat auch der Faden diese ganze Arbeit nicht wirklich geleistet, denn es sind nur die Spannungen durchlaufen worden, welche für die Höhen o bis H oder für die Dehnungen λ_0 bis $\lambda_0 - H$ stattfinden. Hier ist also die wirkliche Arbeit $\int_0^H s\,dl = P_0 H - \frac{1}{2} P_0 \frac{H^2}{\lambda_0}$ in welcher Formel aber H die wirklich beobachtete Wurfhöhe bedeutet

und nicht eine theoretische Wurfhöhe, welche erst durch Gleichsetzung des Ausdruckes mit $P \times H$ zu finden wäre.

Diese bei der Zusammenziehung von den elastischen Kräften wirklich geleistete Arbeit, die in der Tabelle unter E verzeichnet ist, zeigt sich nun allemal bedeutend grösser als die unter $H \times P$ verzeichnete negative Arbeit der Schwere. Man sieht also, dass ein namhafter Bruchtheil von der Arbeit, welche die elastischen Kräfte leisten, nicht auf die Bewegung der Last verwandt wird. Diesen Rest $(E - H \times P)$, der in der Tabelle unter V verzeichnet ist, können wir die verlorene Arbeit nennen, er wird offenbar verwandt zur Ueberwindung der inneren Widerstände gegen die Zusammenziehung des Kautschukprismas und es muss in demselben jedesfalls eine dieser verlorenen Arbeit aequivalente Wärmemenge frei werden.

Wenn wir die Spalte V der Tabelle überblicken, so sehen wir, dass der Arbeitsverlust um so bedeutender ist, je kleiner die Belastung, und zwar beträgt er nicht nur absolut, sondern auch relativ bei kleineren Belastungen mehr als bei grossen. Während er bei 90 Gramm Last weniger als 4% der Gesammtarbeit ausmacht, beträgt er bei 50 Gramm nahezu 23% und bei 10 Gramm gar in runder Zahl 32%. Auf diese Weise kommt es dahin, dass die auf das Gewicht wirklich verwandte Arbeit (siehe die Spalte $H \times P$) bei einer mittleren Belastung (in unserer Versuchsreihe 50 Gramm) ein Maximum ist und dass sie sowohl für kleinere als für grössere Lasten kleiner ausfällt. Bei einem vollkommen elastischen Körper sollte dies nicht der Fall sein. Da sollte vielmehr, wie wir gesehen haben, für alle Belastungen unter einer gewissen Grenze die äussere Arbeit dieselbe sein, gleich dem oben mit A bezeichneten Werthe, und für alle über dieser Grenze liegende Belastungen kleiner. Bei einer Messingfeder fanden wir dies Verhalten auch annäherungsweise realisirt, denn z. B. in Tabelle Nr. VI weichen die ersten Zahlen der Spalte $H \times P$ beob. 1640, 1680, 1700 nur sehr wenig von einander ab.

7. Discussion der Versuche am tetanisirten Muskel.

Wir wollen jetzt in ähnlicher Weise eine Reihe von Muskelkontraktionen unter verschiedener Belastung diskutiren, wie im vorigen Kapitel die Zusammenziehung von Messingfedern und Kautschukbändern. Wir können dazu die obige Reihe Tab. IV a benutzen, die in Fig. 1 graphisch dargestellt ist. Um die Rechnungen ausführen zu können, müssen wir nun vor Allem die Dehnungskurve $(h\ h \ldots)$ des tetanisirten Muskels nach beiden Seiten hin weiter fortsetzen, was freilich leider nur hypothetisch geschehen kann. Nach links habe ich sie bereits in der Figur 1 bis zur Nullordinate, ergänzt (das punktirte Stück).

Nach rechts bleibt uns nichts übrig, als sie in der Richtung, welche sie zuletzt hat, gerade weiter gehen zu lassen. Wofern sie nicht gegen ihren Charakter im experimentell zugänglichen Stücke für höhere Spannungen in Wirklichkeit stark konkav nach unten wird, so werden unsere ferneren Betrachtungen durch allfällige Fehlerhaftigkeit der einstweilen gemachten Annahme des geraden Verlaufes nicht in ihrem Werthe beeinträchtigt.

In Fig. 3 habe ich die hypothetisch ergänzte Dehnungskurve noch einmal dargestellt und zwar die Abscissen halb so gross wie in Fig. 1, um der Figur keine gar zu grosse Ausdehnung zu geben. In dieser Zeichnung hat man die von den elastischen Kräften des Muskels geleisteten Arbeitsgrössen in Form von Flächenräumen anschaulich vor sich. Insbesondere ist erstens das Dreieck *o b a* (mit einer krummen Seite) das Mass der Arbeit in denjenigen Versuchen der ersten Art (1,16 und 2,14), in welchen *H* grösser ist als *o a*, denn in ihnen kommen alle Spannungen für die Dehnungen zwischen *o a* und Null zur Wirksamkeit. Für diejenigen Versuche der ersten Art, in denen die Last nicht bis zum Punkte *a* steigt, wird die Arbeit der elastischen Kräfte gemessen durch einen trapezförmigen Flächenraum. Nehmen wir beispielsweise Versuch (6,10) aus Tab. IV, a. Tragen wir die Steighöhe 9^{mm} in Fig. 2 von *o* an auf, so kommen wir zum Punkte *n*; ziehen wir von hier eine Parallele zur Abscissenaxe, so schneidet diese die Dehnungskurve in *q*. Nun ist klar, dass in diesem Versuche bloss die Spannungen von *o b* (zu Anfang der Steigung) bis *nq* (zu Ende der Steigung) zur Wirksamkeit gekommen sind. Die kleineren Spannungen von *nq* bis Null kommen dagegen hier nicht zur Wirksamkeit. Die von den elastischen Kräften geleistete Arbeit misst sich also im gegenwärtigen Falle durch den trapezförmigen Raum *o b q n*.

Aehnlich ist es bei den Versuchen der zweiten Art. Nehmen wir zunächst (5,13) als Beispiel. Hier ist die Last über den Punkt *a* hinausgestiegen. Der Muskel hat sich also vollständig zusammengezogen. Diesmal aber nicht von der Dehnung *a o* an, sondern von der Dehnung *a k* an. Bei dieser Dehnung hat er im ruhenden Zustande die Spannung von 30 Gramm, was uns indessen für die Diskussion des Versuches zunächst nichts angeht. Im tetanisirten Zustande hat er aber für die Dehnung *a k* die Spannung *k d* = 220 Gramm), sofern unsere Annahme über die Dehnungskurve, wie ich sie in der Figur dargestellt habe, richtig ist. Es kommen nun in diesem Versuche alle Spannungen von der eben gefundenen *k d* bis Null zur Wirksamkeit; die Arbeit wird also gemessen durch den dreieckigen Raum *k d b q a k*.

Nehmen wir dagegen den Versuch (7,11) aus der Tabelle, so gestaltet sich die Sache wieder anders. Die anfängliche Spannung entsprechend der anfänglichen Dehnung *a l* des

tetanisirten Muskels ist nach unserer Annahme *l e* (247 Gramm). Da nun aber der Muskel sich nicht bis zur natürlichen Länge zusammenzieht, sondern noch um die Grösse *a r* gedehnt bleibt, so kommen nur die Spannungen von *l e* bis *r t* zur Wirksamkeit; *o r* ist nämlich die Steighöhe *H* über die Nulllinie hinauf in dem fraglichen Versuche. Die ganze Arbeit der elastischen Kräfte misst sich also durch den trapezartigen Flächenraum *l e b t r l*.

Die Werthe der soeben erläuterten Grösse, d. h. die Gesammtarbeit der elastischen Kräfte, sind nun in den nachfolgenden tabellarischen Zusammenstellungen wieder unter der Ueberschrift *E* aufgeführt. Endlich ist dann auch wieder unter der Ueberschrift *V* die verlorene Arbeit angegeben, d. h. die Differenz zwischen der von den elastischen Kräften geleisteten Arbeit *(E)* und der auf das Gewicht verwandten Arbeit oder mit andern Worten der negativen Arbeit der Schwere ($H \times P$ in den Versuchen der ersten, $(H+T) \times P$ in den Versuchen der zweiten Art). Noch ist das zu der nachstehenden tabellarischen Zusammenstellung zu bemerken, dass jetzt nicht wie auf S. 25 u. 27 die Zahlen unter *H* und $H+T$ die Steighöhe der Schreibspitze, sondern die Steighöhe des Gewichtes in Millimetern geben, und dass auch die sämmtlichen Arbeitsgrössen in Gramm-Millimetern gegeben sind.

Nro. VIII. Versuche der ersten Art.

Nro.	P	H	H×P	E	V	$\frac{V}{E}$
(1,16)	5	24	120	316	196	0.62
(2,14)	10	13	130	316	186	0.59
(4,12)	30	5.6	168	300	132	0.44
(6,10)	50	3.6	180	261	81	0.31
(8)	70	2.8	176	233	57	0.24

Versuche der zweiten Art.

Nro.	P	H+T	(H+T)×P	E	V	$\frac{V}{E}$
(3,15)	10	21.2	212	541	329	0.61
(5,13)	30	14.2	426	930	504	0.54
(7,11)	50	10.2	510	1204	694	0.57
(9)	70	8.8	616	1379	763	0.55

Die Reihe von Versuchen der ersten Art entspricht offenbar genau einer Reihe von Versuchen, wie wir sie an andern elastischen Körpern angestellt haben, z. B. der S. 27

mitgetheilten Reihe am Kautschukrohr. λ_0 ist in unserm gegenwärtigen Versuche 8,8 (oder 22, wenn wir die Zeichenspitze als bewegten Punkt nehmen), P_0 ist = 116 Gramm. Der Muskel geht nämlich in den 5 Versuchen aus von einer Länge, welche seine natürliche Länge im tetanisirten Zustand um $8,8^{mm}$ übertrifft, für welche derselbe eine Spannung von 116 Gramm hat. Er wirft mit dieser Länge anfangend verschiedene Gewichte, die natürlich alle kleiner sein müssen als 116 Gramm, in die Höhe. Zur Berechnung von E konnten jedoch hier nicht die einfachen Formeln verwandt werden, weil die Dehnungskurve zu stark von der geraden Linie abweicht. Ich habe deshalb die Dehnungskurve in grossem Maassstabe sorgfältig gezeichnet und die Flächenräume direkt gemessen, welche die Werthe von E darstellen.

Der erste Blick auf unsere Tabelle zeigt nun, dass von den zur Wirksamkeit gekommenen elastischen Spannkräften beim Muskel ein viel kleinerer Theil zur Hebung der Last verwandt wird, als selbst beim Kautschuk. Bei kleinen Lasten geht weit mehr als die Hälfte von der Arbeit für den äusseren Effekt verloren (muss mithin als Wärme frei werden). Bei den höheren Belastungen in der Reihe von Versuchen der ersten Art macht allerdings der Verlust keinen grossen Theil der Gesammtarbeit der elastischen Kräfte aus, allein es wird dabei überall wenig Arbeit geleistet, man sieht leicht, dass die Arbeit bei dieser Versuchsanordnung schon für die Belastung 116 Gramm auf Null herabsinken würde, da ja bei der Dehnung *o a* der tetanisirte Muskel gerade 116 Gramm Spannung ausübt, und mithin diese Last von der Nulllinie *o b* aus nicht heben kann.

In den Versuchen der zweiten Art scheint sich der Arbeitsverlust, sowie die Belastung einigermaassen bedeutend ist, ziemlich konstant auf der Höhe von etwas über 50% der Gesammtarbeit zu halten. Wie es bei ganz hohen Belastungen sein würde, kann aus den bisherigen Versuchen nicht geschlossen werden.

Von der »Arbeit« einer Muskelzusammenziehung, welche Grösse wir bisher allein berücksichtigt haben, ist wohl zu unterscheiden eine andere Grösse, die wir mit dem Worte Nutzeffekt passend bezeichnen können. Weber hat diese zweite Grösse nicht betrachtet; er braucht das Wort Nutzeffekt synonym mit Arbeit der Muskelzusammenziehung. Mir scheint es angemessener das Wort Nutzeffekt« eben für die Bezeichnung einer anderen Grösse zu verwenden. Man ist offenbar mit dem Sprachgebrauche des gemeinen Lebens am besten im Einklang, wenn man Nutzeffekt denjenigen Effekt einer Muskelzusammenziehung nennt, der dem Subjekte wirklich zur Erreichung seiner Zwecke zu Nutzen kommt. Dies ist aber keineswegs die gesammte bei der Muskelzusammenziehung wirklich geleistete äussere Arbeit. Von ihr muss vielmehr die Arbeit

abgezogen werden, welche es gekostet hat, um den ruhenden Muskel auf die Länge zu dehnen, von welcher aus er bei der Zusammenziehung die wirklich beobachtete Arbeit leisten konnte. Erst der Rest, welcher nach diesem Abzug übrig bleibt, ist der »Nutzeffekt« in unserm Sinne des Wortes. In der That, in dem Stadium der Kontraktion, wo erst so viel Arbeit geleistet ist, als die Anspannung des ruhenden Muskels gekostet hatte, ist noch gar nichts im Sinne der vom Subjekte beabsichtigten schliesslichen Wirkung, noch kein »Nutzeffekt«, geschehen. Jetzt ist vielmehr erst die entgegengesetzte Wirkung äusserer oder vielleicht sogar (anderer Muskel-) Kräfte rückgängig gemacht, und erst die darüber hinaus geleistete Arbeit ist der Nutzeffekt.

Der Unterschied der beiden Begriffe liegt in Fig. 3 anschaulich vor Augen. In Versuch (7,11) z. B. war die wirklich geleistete Arbeit zu messen durch das rechteckige Flächenstück $r\,l\,T\,H$ (Gewicht $(l\,T)$ × Höhe $(T\,H)$) 510 Millimetergramm. Um nun aber den ruhenden Muskel vorerst so weit zu dehnen, dass er im ruhenden Zustande 50 Gramm Spannung ausübt, muss eine Arbeit in umgekehrtem Sinne aufgewendet werden, welche gemessen wird durch den dreieckigen Flächenraum $g\,l\,T\,T\,T\,5\,g$, der reducirt auf die Bewegung des Gewichtes (statt der Zeichenspitze) gleich ist 140 Millimetergramm. Es bleibt also in dem fraglichen Versuche als »Nutzeffekt« bloss 370 Mgr. übrig. Die soeben erörterte Arbeitsgrösse, welche die Anspannung des ruhenden Muskels kostet, könnte derselbe natürlich auch im ruhenden Zustande, wie jeder andere Körper von konstanter Elasticität bei geeigneter Entlastung wieder zurückgeben, es bedürfte dazu nicht der Tetanisirung. Um dagegen einen wahren Nutzeffekt zu erzielen, muss der Muskel in einen andern Zustand, eben den erregten, übergehen.

8. Vollständige Ausnutzung der beim Tetanus entwickelten elastischen Kräfte.

Bei Erwägung der durch die zuletzt diskutirte Versuchsreihe erläuterten Thatsache drängt sich uns die Frage auf, ob es nicht möglich sein sollte, die beim Tetanisiren des Muskels entwickelten elastischen Spannkräfte besser auszunutzen, als es geschieht, wenn der Muskel wie in unseren bisherigen Versuchen einer konstanten Last entgegenarbeitet. Bei dieser Wirkungsart des Muskels sahen wir ja in der That nur eine sehr mangelhafte Ausnutzung der entwickelten elastischen Spannkräfte zu Stande kommen. Ein Mal sahen wir, dass von den überall zur Wirksamkeit kommenden elastischen Spannkräften nur ein Theil im besten Falle noch nicht die Hälfte zur Beschleunigung resp. Hebung des Gewichtes verwandt wird, wenigstens wenn der Muskel im Ruhezustand mit der angehängten

Last im Gleichgewichte war. Mehr als die Hälfte wird unter dem Einflusse innerer Widerstände in Wärme verwandelt, also nicht ausgenutzt für den Zweck, um dessen Willen der Muskel erregt wird.

Zu diesem ganz direkten Arbeitsverlust kommt aber, wenn wir die Sache vom praktischen Standpunkte aus ansehen, noch ein anderer, den wir bisher nicht berücksichtigt haben. Es werden nämlich, sowie die Belastung eine gewisse Grenze überschreitet, gar nicht die gesammten entwickelten elastischen Spannkräfte aufgebraucht. 50 Gramm z. B. wurden in dem vorhin schon als Beispiel gewählten Versuch von l bis r (Fig. 3) gehoben. Es bleibt also ein Stück Dehnung $= ar$ übrig, und die ihm entsprechenden elastischen Kräfte, zu messen durch die dreieckige Fläche $a\,r\,t$, kommen überall gar nicht zur Arbeit, sondern bleiben unbenutzt disponibel.

Es fragt sich: sollte es nicht möglich sein, durch Herbeiführung anderer Umstände, unter denen sich der Muskel kontrahirt, es dahin zu bringen, dass auch bei hohen Anfangsspannungen erstens der ganze durch das Tetanisiren entwickelte Vorrath von elastischen Spannkräften erschöpft werde — wirklich arbeitete — und dass zweitens diese ganze Arbeit zur Hebung einer Last verwendet, dass nichts davon zur Ueberwindung innerer Widerstände verbraucht würde? So z. B. entwickelte sich in dem Muskel, welcher zu obiger Versuchsreihe gedient hat, wenn er mit 70 Gramm Last in Ruhe im Gleichgewicht tetanisirt wurde, ein Vorrath von elastischen Spannkräften gleich dem Dreieck $mfbqam$ und es fragt sich, ob wir ihn nicht hätten so arbeiten lassen können, dass schliesslich die negative Arbeit der Schwere diesem Dreiecke gleich gewesen wäre, d. h. eine negative Arbeit von 1483 Millimetergramm, und dass mithin die Arbeit wenigstens der ein Mal entwickelten elastischen Spannkräfte keine Wärme erzeugt hätte.

Um die Realisirung dieser Idee mit einiger Aussicht auf Erfolg zu versuchen, wird man auf eine Einrichtung denken müssen, vermöge deren dem Muskel die Last während des Hubes immer mehr und mehr erleichtert wird, und zwar genau in dem Maasse, in welchem seine Spannung abnimmt. Natürlich muss in jedem Augenblicke des Hubes die Spannung ein klein wenig grösser sein als die Last, damit diese eben gerade gehoben wird und die Kontraktion fortdauert.

Es ist nun nichts leichter, als eine solche Einrichtung herzustellen. Der von mir zum gedachten Zwecke angewandte Apparat ist in Fig. 4 schematisch dargestellt. $B_1\,A$ und C_1 ist ein System von 3 unveränderlich mit einander verbundenen Punkten, das sich bei A um eine zur Ebene der Zeichnung senkrechte Axe drehen kann. Im Punkte C_1 ist ein Gewicht angebracht, dessen Schwere also, wenn AD die wagrechte Richtung

bedeutet, im Sinne der punktirten Linie $C_1 \gamma_1$ abwärts wirkt. Am Punkte B_1 wirkt mittels eines ziemlich langen Fadens die Spannung des Muskels aufwärts nach der Linie $B_1 b_1$ im Sinne der Pfeilspitze. Soll nun bei dieser Lage des Systems dem Gewichte bei C_1 durch die Spannung des Muskels Gleichgewicht gehalten werden, so muss diese letztere im Verhältniss von $A\gamma_1 : A\beta_1$ grösser sein als das Gewicht. Wenn beispielsweise wie in der Figur $\frac{A\gamma_1}{A\beta_1}$ ungefähr $= 2.3$ ist, so muss die Spannung des Muskels 23 sein, wenn wir das Gewicht 10 nennen. Ist nun die Spannung des Muskels nur um ein Minimum grösser, so dreht sich das System um A im Sinne der Pfeilspitzen bei B_1 und C_1; dabei aber nimmt der Hebelarm des Gewichtes ab und der Hebelarm der Muskelkraft wächst. Es kann also trotz Abnahme der Muskelspannung — wie sie ja bei der Kontraktion erfolgt — doch immerwährend ihr Moment im Uebergewicht bleiben über das Moment des Gewichtes; oder wir können den Sachverhalt auch so ausdrücken: das Gewicht wird im Hube dem Muskel immer leichter. Ist z. B. das System in die Lage $B_2 A C_2$ gekommen, so braucht die Muskelspannung nur noch $\frac{A\gamma_2}{A\beta_2} \times 10$, also ungefähr 6 zu betragen, wenn Gleichgewicht bestehen soll. Ist endlich das System in die Lage $B_3 A C_3$ ($C_3 A$ senkrecht zu $A D$ gedacht), so ist der Hebelarm des Gewichtes Null und der Muskel braucht gar nicht mehr gespannt zu sein, um es oben zu halten. Die schliesslich geleistete Arbeit hat man ohne weiteres, wenn man die Endstellung des Apparates beobachtet. Ist dieselbe z. B. $C_2 A$ gewesen und $C_1 A$ die Anfangsstellung, so braucht man nur $C_1 \gamma_1$ von $C_2 \gamma_2$ abzuziehen und die Differenz mit dem in C angebrachten Gewichte zu multipliziren. Das Produkt ist die Arbeit.

Ein Bedenken hat allerdings diese Einrichtung auf den ersten Blick gegen sich. Die Veränderung der Belastung $P \times \frac{A\gamma}{A\beta}$ des Muskels, wenn P das bei C befestigte Gewicht bedeutet), mit der Erhebung des Punktes B geschieht in dem Apparate nach einem ein für allemal bestimmten Gesetze und es sollte sich verändern nach demjenigen Gesetze, nach welchem sich die Spannung des Muskels bei der Erhebung seines unteren Endes, d. h. bei einer Verkürzung ändert. Dies Bedenken ist indessen ohne principielle Bedeutung, wenn man erwägt, dass in der Gleichung, welche jenes Gesetz darstellt, 5 Konstante vorkommen, nämlich die Winkel $D A B_1$ und $D A C_1$, die Längen $A B_1$ und $A C_1$ und das Gewicht P. Ueber diese 5 Konstanten wird man in jedem Falle so verfügen können, dass das sich ergebende spezielle Gesetz für die Aenderung der Belastung des Muskels, so nahe als man nur will, übereinstimmt mit dem im besonderen Falle gültigen Gesetze der Entspannung des tetanisirten Muskels bei seiner Verkürzung.

Ich unterlasse es gleichwohl die Formel hier mitzutheilen, da wir doch nicht in den Fall kommen, dieselbe zur Anwendung zu bringen. In der That müsste man ja das spezielle Dehnungsgesetz mit den numerischen Werthen der Konstanten für den gerade vorliegenden Muskel im tetanisirten Zustande kennen, um den Apparat ihm entsprechend genau einstellen zu können. Dies wäre aber offenbar bei jedem andern Apparate, der denselben Dienst leisten könnte, ganz ebenso der Fall.

Die experimentelle Bestätigung der weiter oben gezogenen Folgerung muss also der Natur der Sache nach auf eigentliche numerische Genauigkeit verzichten und kann nur darauf abzielen, im allgemeinen fest zu stellen, dass der Muskel beträchtlich mehr äussere Arbeit leistet, wenn er eine abnehmende Last hebt, als wenn er von derselben Länge aus einer konstanten Last entgegenwirkt. So möchte ich denn auch meine sogleich mitzutheilenden Versuche der Art angesehen wissen.

Was die Einzelheiten bei der Ausführung der fraglichen Versuche betrifft, so habe ich noch folgendes zu bemerken Erstens wurden sie alle am lebenden Frosche angestellt. In mehreren Fällen stellte ich mit dem betreffenden Muskel zuerst eine Versuchsreihe der vorhin beschriebenen Art an, so jedoch dass der Muskel sich allemal von der Länge aus kontrahirte, bei welcher er im ruhenden Zustande der Last Gleichgewicht hält. Die Versuche wurden sofort in ein bereit gehaltenes Koordinatennetz eingetragen, so dass man die Dehnungskurve des ruhenden und des tetanisirten Muskels in der Weise der Figur 2 vor Augen hatte. Die letztere Dehnungskurve wurde sogleich hypothetisch verlängert, so dass ich eine Idee davon bekam, welche Spannung man etwa dem Muskel im tetanisirten Zustande zutrauen dürfe bei der Länge, von welcher aus ich ihn hernach unter abnehmender Last sich kontrahiren lassen wollte. Dann wurde er an den neuen Apparat gespannt und diesem eine solche Stellung gegeben, dass das Gewicht ungefähr einen jener gefundenen Spannung gleichen Zug ausübte bei der Länge, von welcher die Kontraktion ausgehen sollte, und dass die völlige Kontraktion auf die natürliche Länge des Muskels das Gewicht ungefähr senkrecht über die Drehungsaxe bringen musste. Natürlich war für eine einstweilige Unterstützung des Gewichtes gesorgt, denn es übte ja einen bedeutend grösseren Zug aus, als der Muskel bei der betreffenden Länge im ruhenden Zustande. Andere Male habe ich auch den Muskel zuerst am »Entlastungsapparate« (so will ich den in Rede stehenden Apparat kurz bezeichnen) arbeiten lassen, indem ich denselben, gestützt auf frühere Erfahrungen, an ähnlich grossen Muskeln nach Gutdünken einstellte. Dann wurde mit demselben Muskel hernach noch eine Versuchsreihe am Myographion angestellt, um die Arbeitsgrössen unter beiderlei Umständen zu vergleichen.

Ich will von diesen Versuchsreihen keine in extenso mittheilen, sondern nur ein Paar Zahlen herausgreifen, welche genügen, um die Thatsache, die bewiesen werden soll, ausser Zweifel zu stellen. Eine eigentlich genaue Bestätigung unserer theoretischen Ableitung ist ja aus den schon angeführten Gründen doch nicht möglich. Ein Muskel warf 60 Gramm, die ihm im ruhenden Zustande angehängt waren, beim Tetanisiren und Loslassen vom Elektromagnete 16,8^{mm} hoch. Er leistete also unter diesen Umständen eine Arbeit von 1008 Millimetergramm. Derselbe Muskel hatte vorher im Entlastungsapparate gearbeitet, und zwar hatte er sich auch hier zusammengezogen von der Länge an, bei welcher er im ruhenden Zustande eine Spannung von 60 Gramm ausübt. Der Muskel hatte unter diesen Umständen bei verschiedenen Anfangsstellungen des Apparates 100 Gramm auf 13, 16,5, 17 und sogar auf 18^{mm} gehoben, also bis zu 1800 Millimetergramm Arbeit geleistet, eine Grösse, welche nahezu das Doppelte von der an der konstanten Last geleisteten Arbeit (1008) ist. Wahrscheinlich hatte ich noch nicht einmal die allergünstigste Stellung des Entlastungsapparates getroffen, sonst wäre vielleicht eine noch grössere Arbeit geleistet worden.

Ein anderer Muskel hatte 60 Gramm 14^{mm} hoch und 80 Gramm 11^{mm} hoch geworfen. Er hatte also bei der Kontraktion von der Länge aus, auf welche ihn im ruhenden Zustande 60 Gramm dehnen, ($14 \times 60 =$) 840 Millimetergramm und bei Kontraktion von der Länge, auf welche ihn ruhend 80 Gramm dehnen, ($11 \times 80 =$) 880 Millimetergramm Arbeit geleistet. Derselbe Muskel wurde nachher an den Entlastungsapparat gespannt. Hier leistete er von der ersteren Länge an sich kontrahirend in einem Versuche 1500, in einem anderen sogar nahezu 1600 Millimetergramm und bei einer Kontraktion von der Länge aus, auf welche er im ruhenden Zustande durch 80 Gramm gedehnt wird, leistete er 1800 Millimetergramm, welche Arbeit mehr als das Doppelte von der ist, die er bei konstanter Belastung mit 80 Gramm geleistet hatte.

Wir sehen also, dass in der That bei allmählicher Entlastung des Muskels während der Kontraktion die entwickelten elastischen Spannkräfte bedeutend besser ausgenutzt werden, als wenn der Muskel einer konstanten Kraft entgegenwirkt, und es ist sehr wahrscheinlich, dass durch vollkommen genaue Entlastung, nach Maassgabe der Spannungsabnahme, die theoretisch erzeugbare Arbeit wirklich erzeugt werden kann.

9. Anwendung auf Bewegungen des lebenden Menschen.

Angesichts der gewonnenen Thatsachen muss sich uns die Frage aufdrängen, ob nicht

dies Princip der Entlastung des sich kontrahirenden Muskels, das eine so ausserordentlich vortheilhafte Ausnutzung der durch Tetanisirung entwickelten elastischen Spannkräfte gestattet — ob nicht dies Princip bei vielen Bewegungen unseres eigenen Körpers eine wichtige Rolle spielt, mit andern Worten, ob nicht unsere Gelenkmechanismen so beschaffen sind, dass bei den anstrengendsten Bewegungen die Muskeln in der Kontraktion entlastet werden. In der That wäre eine solche Einrichtung der Gelenkmechanismen, respektive eine derartige Benutzung derselben, soviel sich von vorn herein sehen lässt, gerade die zweckmässige, da sie dem Subjekte gestattet, mit einem gewissen Quantum von Muskelsubstanz am meisten äussere Arbeit zu leisten. Zweckmässig aber ist sicher der Organismus eingerichtet. Wir brauchen, seit Darwin das Räthselwort ausgesprochen, auf das sich die Wissenschaft so lange vergeblich besonnen hat, in der Zweckmässigkeit nicht mehr eine wunderbare Zufälligkeit oder die zauberische Wirkung geheimnissvoller Gewalten zu sehen. Wir können vielmehr jetzt dreist sagen, zweckmässig muss die Form der Species sein, denn sonst würden die gleichartigen Vorfahren der bestehenden Individuen schon zweckmässiger eingerichteten Spielarten im Kampfe um's Dasein erlegen sein. Es ist nach unseren Erfahrungen gewiss im höchsten Grade wahrscheinlich, dass solche Thiere, deren Instinkte dahin gehen, nach dem Entlastungsprincipe zu arbeiten, und deren Gelenkmechanismen vielleicht schon in diesem Sinne eingerichtet sind, über andere, welche nicht so arbeiten, einen Vortheil im Kampfe um's Dasein haben werden, und dass sich daher diese Art zu arbeiten, durch die natürliche Zuchtwahl immer mehr und mehr festsetzen und ausbilden werde.

Wenn wir uns nun wirklich ausgeführte Bewegungen des menschlichen Körpers ansehen, so werden wir bald finden, dass sich unsere Vermuthung vielfach bestätigt. Es mag hier genügen, nur eine ebenso wichtige als häufig vorkommende Bewegung, wenn auch nur andeutungsweise, im Sinne unseres Principes zu analysiren — nämlich die des Bergansteigens. Ich will übrigens bei der Analyse von der wagrechten Verschiebung des Schwerpunktes, die beim Ansteigen an einer schrägen Fläche immer mit vorkommt, absehen, weil diese noch Schwierigkeiten in das Problem einführt, deren Lösung hier zu weit führen würde. Wir können alsdann, auch ohne am Wesen der Sache etwas zu ändern, die Bewegung auf beiden Seiten des Körpers symmetrisch ausgeführt denken. Sie reducirt sich damit auf das Erheben aus kauernder Lage zur gerade aufgerichteten Zehenstellung.

In Fig. 5 ist der Körper bei *a b c* in drei aufeinander folgenden Stadien dieser Bewegung skizzirt. Da wir beim Ansteigen an schräger Fläche gemeiniglich nur die Meta-

tarsusköpfchen fest an den Boden anstemmen, so müssen wir bei unserer schematischen Bewegung annehmen, dass der Schwerpunkt des Körpers immer senkrecht über der Verbindungslinie der Metatarsusköpfchen beider Füsse bleibt. Die Profilprojektion des Schwerpunktes ist bei s in der Figur angedeutet. Ich sehe davon ab, dass für die Bewegung im Kniegelenk eigentlich nur der Schwerpunkt des Rumpfes mit den Oberschenkeln in Betracht kommen sollte, und dass der Schwerpunkt selbst bei unserer Bewegung Veränderungen seiner relativen Lage im Körper erleiden muss, da es uns hier doch nur auf einen principiellen Nachweis im Allgemeinen ankommen kann.

Fassen wir nun zunächst die Streckung des Kniegelenkes in's Auge. Seine Drehaxe ist bei K in der Figur angedeutet. Allerdings kann streng genommen beim Kniegelenk nicht von einer Axe die Rede sein, da es kein vollkommener Ginglymus ist, doch liegen die einzelnen instantanen Drehaxen nicht soweit auseinander, dass wir nicht hier in erster Annäherung annehmen durften, sie fielen zusammen. Es ist nun in den Figuren sofort ersichtlich, dass das Moment der Körperschwere in Beziehung auf die Axe des Kniegelenkes rasch abnimmt; der Hebelarm dieses Momentes ist in den Figuren, wie man sieht, die KQ bezeichnete Linie. Diese ist aber in der Stellung A gross, in der Stellung B schon fast Null, in der Stellung C sogar negativ nach der andern Seite gerichtet, d. h. in der Stellung C strebt die Schwere gar nicht mehr das Kniegelenk nach hinten zu drehen. Wie es sich mit der Zugrichtung der extensores cruris verhält und mit dem Hebelarm des Momentes ihrer Spannung, das will ich hier unentschieden lassen. Um die Grösse des letzteren und ihre allfälligen Veränderungen zu beurtheilen, dürfte man die Besonderheiten des Gelenkmechanismus und insbesondere die veränderliche Lage der an schrägen Flächen gleitenden Kniescheibe nicht unberücksichtigt lassen. Indessen würde eine eingehende Betrachtung dieser Dinge die Grenzen dieser mehr andeutenden Analyse überschreiten. Mag dem indessen sein wie ihm wolle, soviel steht wegen der enormen Veränderungen der Länge KQ ganz fest, dass die Spannung der extensores cruris, um der Schwere am Kniegelenk Gleichgewicht zu halten, bei der Stellung A am grössten sein muss, d. h. bei der Stellung, wo sie am meisten gedehnt sind, und dass im weiteren Verlaufe der Bewegung diese Spannung nach Maassgabe der Kontraktion jener Muskeln abnehmen darf, ohne dass darum die Schwere in's Uebergewicht käme. In der Stellung C sind die extensores cruris vollständig entlastet, denn das Moment der Schwere strebt jetzt den Schenkel im Kniegelenk nach vorn zu drehen, und wird durch die Hemmungsapparate dieses Gelenkes aufgewogen.

Wir sehen also, dass die extensores cruris beim Steigen mit Entlastung

arbeiten. Sehen wir nun zu, wie es sich mit den Extensoren des Fusses verhält. Der Hebelarm des Momentes der Schwere am Sprunggelenk bleibt bei der in Rede stehenden Bewegung konstant, so lange der Fuss in wagrechter Lage verbleibt. In der That muss ja der Schwerpunkt des Körpers senkrecht über den Metatarsusköpfchen erhalten werden. In der Figur ist dies sofort zu sehen. Der Durchschnittspunkt der Sprunggelenkaxe mit der Ebene der Zeichnung ist in den drei Figuren mit F bezeichnet und der Fusspunkt des von F auf die durch S gezogene Schwerelinie mit P. Also ist PF der Hebelarm des Momentes der Schwere am Sprunggelenk. Diese Grösse behält aber offenbar denselben Werth, so lange der Fuss dieselbe Lage beibehält, und so lange S in derselben Vertikalen bleibt. In der Zeichnung ist daher unter A und B die Linie PF gleich lang. Sowie dagegen die Ferse steigt, wird PF kürzer, wie auch bei C in der Figur zu sehen ist. Die mittlere Zugrichtung des musculus soleus dürfte nun etwa die Verbindungslinie zwischen Fersenhöcker und Drehpunkt des Kniegelenkes sein. Ziehen wir diese Linie in unseren Stellungen (KE) und fällen darauf aus F das Perpendikel FE, so zeigt sich sofort, dass dies Perpendikel — der Hebelarm der Spannung des Soleus am Sprunggelenk — während unserer Bewegung wächst und zwar gerade am stärksten in den ersten Stadien (von a zu b), wo noch keine Abnahme des Hebelarmes der Schwere (PF) stattfindet. Wir sehen also, dass auch die Spannung des Soleus abnehmen darf, ohne dass die Schwere in's Uebergewicht kommt, indem sowohl der Hebelarm seiner Spannung wächst, als auch der Hebelarm der Schwere abnimmt. Es arbeitet also auch der musc. soleus nach dem Entlastungsprincipe. Freilich ist er am Schluss der Bewegung nicht völlig entlastet wie die extensores cruris.

Wenn wir endlich noch den musculus gastrocnemius ins Auge fassen, der die beiden betrachteten Gelenke überspringt, so drängen sich uns einige Bemerkungen auf, die ich nicht unterdrücken möchte, obwohl sie einstweilen noch hypothetischer Natur sind. Es ist nämlich erstens klar: wenn während unserer ganzen Bewegung die gastrocnemii mit den extensoribus cruris gleichzeitig im Tetanus sind, so fällt das Moment der Spannung der ersteren am Kniegelenk den letzteren mit zur Last, d. h. diese müssen nicht nur so stark gespannt sein, um das Moment der Schwere am Kniegelenk zu überwinden, sondern so stark, um dies und noch dazu das Moment der Spannung des gastrocnemius zu überwinden, welche beiden Momente in den ersten Phasen unserer Bewegung ja im selben Sinne zu drehen streben. Nun wäre dies freilich doch nicht verlorene Arbeit — wie es auf den ersten Anblick scheinen könnte. – Indem nämlich die exstensores cruris dem Gastrocnemius am Kniegelenk entgegenarbeiten, verhindern sie ihn an der Verkürzung und

mithin an der Entspannung. Sie befähigen ihn also mit um so grösserer Kraft am Sprunggelenke zu arbeiten. Ein eigentlicher Arbeitsverlust würde also auch unter dieser Annahme nicht eintreten, gleichwohl aber wäre noch eine andere Annahme denkbar, die, wie mir scheint, eine noch weit sparsamere Verwendung der Muskelkraft bedingen würde. Denken wir uns nämlich vermöge eines angewöhnten Nervenmechanismus würden bei unserer Bewegung anfangs bloss die extens. cruris und der soleus tetanisirt. Die einen verrichten am Kniegelenk, die anderen am Fussgelenk ihre Arbeit unabhängig von einander. Den extens. cruris fällt jetzt allerdings auch eine Spannung des gastrocnemius zur Last, allein bloss die geringe, welche er bei der betreffenden Länge im ruhenden Zustande ausübt. Die extens. cruris werden also jetzt einen (kleinen) Theil ihrer Arbeit zu verwenden haben zur Dehnung des ruhenden gastrocnemius. Dieser Theil ihrer Arbeit wird aber nun nicht einfach, sondern gleichsam multiplicirt, wieder hergegeben bei der nachfolgenden Tetanisirung des gastrocnemius; denn wir sahen ja weiter oben, dass der gedehnte Muskel beim Tetanisiren mehr Arbeit leistet, und werden bald sehen, dass er auch mehr Nutzeffekt liefert, als wenn er bei geringerer Dehnung tetanisirt wird. Vielleicht sind ähnliche Verhältnisse auch für andere Muskeln, die 2 Gelenke überspringen, von Wichtigkeit und könnten überhaupt diese merkwürdige Einrichtung dadurch in ein neues Licht setzen.

Es ist hierbei noch ein Punkt zu beachten, der auch leicht durch Beobachtung bestätigt werden kann. Wenn beim Erheben auf die Zehen das Kniegelenk einmal vollständig ausgestreckt ist, so fällt offenbar die jetzt gewiss sehr namhafte Spannung des gastrocnemius den extens. cruris nicht zur Last. Man kann sich am eigenen Körper leicht überzeugen durch die vollkommene Beweglichkeit der Patella in der Zehenstellung. Sie zeigt, dass die extensores cruris so gut wie gar nicht gespannt sind. Dieser Sachverhalt kann einerseits darin seinen Grund haben, dass die Schwere in der gedachten Stellung (siehe Fig. 4, c), die Schenkel im Kniegelenk nach vorn zu drehen strebt und dass also ihr Moment das entgegengesetzte Moment der Gastrocnemiusspannung aequilibriren könnte. Vielleicht spielt aber hier auch eine besondere Gelenkenrichtung eine Rolle, nämlich die von Meyer besonders betonte Schlussrotation bei der Streckung. Sie ist zwar auch schon von Weber (Mechanik der Gehwerkzeuge) beobachtet, aber von ihm mehr als ein Theil der stätigen Bewegungen aufgefasst worden. Die mehr knickartige Schlussrotation nach Meyers Auffassung könnte nun vielleicht wie eine Art von Einhaken wirken, die es rein flektirenden Kräften ohne rotatorische Komponente nicht erlaubte, die Flexion einzuleiten. Freilich müsste dann eben erst noch bewiesen werden, dass dem Zuge des gastrocnemius die erforderliche rotatorische Komponente gänzlich fehlt.

Noch eine Frage kann ich mir nicht versagen hier aufzuwerfen, obwohl ich zu ihrer Beantwortung für's erste gar nichts beizubringen weiss. Schon bei der ersten oberflächlichsten Durchmusterung unserer Muskelmechanismen vom Standpunkte meines Entlastungsprincipes fiel es mir auf, dass gerade die beiden Mechanismen, welche am meisten unausgesetzt thätig sind, nicht nach diesem Principe arbeiten, namentlich das Herz- und das Zwerchfell. In der That scheint nach den schönen Versuchen Marey's und Chauveau's der hydrostatische Druck im Herzen bis zur Vollendung der Systole in der Regel zu wachsen und wenigstens nie um namhafte Beträge abzunehmen. Nun kann allerdings die Wand des Herzens bei um so geringerer Spannung einem bestimmten Drucke im Inneren Gleichgewicht halten, je konvexer sie wird, d. h. je kleiner der Herzraum ist, indessen dürfte dieser Umstand schwerlich genügen, um eine Entspannung der Herzmuskelfasern im Verhältniss ihrer Verkürzung zu ergeben, immerhin ist hier noch ein Anhalt für das Entlastungsprincip. Gänzlich fehlt er aber beim Zwerchfell. Hier steigt einerseits der Drucküberschuss in der Bauchhöhle über den in der Brusthöhle entschieden mit der Zusammenziehung des Zwerchfelles, und dessen Wölbung nimmt gleichzeitig ab, so dass es also noch grösserer Spannung bedarf um jenem Drucküberschuss Gleichgewicht zu halten. Dass beim Herzen die Arbeit nicht durch Tetanus, den wir bisher allein im Auge gehabt haben, sondern durch einzelne Zuckungen geleistet wird, scheint mir auch kein Ausweg zu sein, denn auch bei solchem ist wahrscheinlich das Entlastungsprincip von Vortheil. Ich kann darüber zwar keine direkten Versuche beibringen, indessen dürfte sich dies aus den im weiteren Verlaufe dieser Untersuchung mitgetheilten Versuchen über einzelne Zuckungen von selbst ergeben. Wir kommen also wohl nicht über den Satz hinweg, dass bei den zwei allerwichtigsten Bewegungen im thierischen Körper eine verhältnissmässig sehr unvollkommene Ausnutzung der entwickelten elastischen Spannkräfte der Muskeln stattfindet. Ich für meinen Theil halte es nun für undenkbar, dass die Mechanismen der Athem- und Blutbewegung nicht vollkommen zweckmässig eingerichtet wären, und halte es daher für mehr als wahrscheinlich, dass bei der Einrichtung dieser Mechanismen mit dem Nachtheil mangelhafter Ausnutzung der elastischen Muskelkräfte irgend ein grösserer Vortheil erkauft worden ist; aber welcher? das ist die Frage, die ich noch aufwerfen wollte.

Dieser Exkurs über einige wirkliche Bewegungen der Muskeln des menschlichen Körpers, so flüchtig er auch war, wird hoffentlich genügen, zu zeigen, dass unser Entlastungsprincip der descriptiven Anatomie manche neue Probleme stellen dürfte. Ich sollte meinen, dass vom Gesichtspunkte dieses Principes manche Muskel- und Gelenkmechanismen in ein neues Licht treten müssten.

10. Grenze des Nutzeffektes bei einer Tetanisirung.

Kehren wir zurück zu unserem eigentlichen Thema der Muskelfaser für sich ohne Rücksicht auf die Umstände, unter denen sie sich in diesem oder jenem Mechanismus befindet. Wir sahen die Arbeit, welche der Muskel (namentlich, wenn seine elastischen Kräfte nach dem Entlastungsprincipe gehörig ausgenutzt werden) bei seiner Zusammenziehung leisten kann, wachsen mit der Länge, von welcher an er sich kontrahirt oder, da diese Länge Funktion der Spannung ist, welche er bei derselben ausübt, können wir auch sagen, wir sahen die mögliche Arbeit des Muskels wachsen mit der Spannung, welche er im ersten Augenblicke der Kontraktion ausübt. Wir sehen aber mit derselben Grösse nicht bloss die mögliche Arbeit, sondern auch den möglicherweise zu erzielenden Nutzeffekt wachsen. In der That ist ja diese Grösse gemessen durch das Flächenstück, welches zu Grenzen hat das Stück der Nullordinate zwischen den beiden Dehnungskurven, das Stück einer wagrechten Geraden in der Höhe der Anfangsdehnung zwischen den beiden Kurven und die betreffenden Stücke der beiden Kurven selbst, so wäre z. B. der möglicherweise zu erzielende Nutzeffekt bei der Zusammenziehung von der Länge an, auf welche der ruhende Muskel durch 50 Gramm gedehnt wird für den Muskel, dessen Dehnungskurven in Fig. 2 dargestellt sind, zu messen durch das Flächentsück *gTTTedcbag*. Dies Flächenstück ist aber, soweit wir die Dehnungskurven verfolgt haben, um so grösser, je grösser die anfängliche Dehnung ist. Wir können uns nun fragen, ob das Wachsthum dieser Grössen vielleicht schliesslich eine in der Natur der Sache begründete endliche Grenze findet, oder ob es immer weiter geht bis ihm die bleibende Aenderung etwa Zerreissen oder dergleichen ein in den kontinuirlichen, gesetzlichen Verlauf der Erscheinungen nicht wohl einzureihendes Ziel setzt. Diese letztere Grenze, die selbstverständlich praktisch in jedem Falle gegeben sein muss, hat kein Interesse für die Erforschung derjenigen inneren Vorgänge in der Muskelfaser, auf welche es hier abgesehen ist. Wenn sich aber zeigen sollte, dass schon im stetigen gesetzmässigen Verlaufe der Erscheinungen eine bestimmte Grenze gegeben wäre, so würde das gewiss von Interesse sein, namentlich auch die numerische Bestimmung der Grenze; selbst wenn man etwa sagen könnte, von einem Gramm Muskelsubstanz kann man bei einmaligem Tetanisiren allerhöchstens so und so viel Meterkilogramm Arbeit, resp. so und so viel Nutzeffekt erzielen.

Die ganze Antwort auf unsere Frage liegt principiell genommen schon in den Versuchen Webers, jedoch nicht etwa in dem Satze, den er ausdrücklich ausgesprochen hat, dass nämlich die Muskelarbeit mit der Belastung wachse bis zu einer gewissen Grenze, und darüber hinaus wieder abnehme. Dieser Satz bezieht sich ja auf die Arbeit, welche

der Muskel faktisch nach Aussen leistet, wenn er einer konstanten Kraft entgegenwirkt, und selbst von dieser ist nur ein Theil in Rechnung gezogen, wie weiter oben auseinander gesetzt ist, indem die Wurfarbeit ausser Acht gelassen ist. Wir haben hier eine ganz andere Grösse im Auge, nämlich die ganze Summe der disponibel werdenden elastischen Spannkräfte, welche auch wirklich in äussere Arbeit (an der Schwere fremder Massen) verwandelt werden kann, wenn der Muskel einer nach Maassgabe seiner Verkürzung abnehmenden Kraft entgegenwirkt. Aber eben auch diese Grösse lässt sich aus Weber's Versuchen ableiten und es stellen sich dabei sehr bemerkenswerthe Ergebnisse heraus.

Um die Sache in's gehörige Licht zu setzen, wollen wir uns zunächst einmal die Arbeit ansehen, welche ein Körper von konstanter Elasticität bei seiner Zusammenziehung leisten kann. Sie misst sich — wie schon gezeigt wurde — durch den Flächenraum zwischen der Dehnungskurve (bezogen auf die Spannungen als Abscissen) einer in der Höhe der Anfangsdehnung zur Abscissenaxe parallelen Geraden und dem betreffenden Stück Ordinatenaxe. So würde z. B. der ruhende Muskel unter Voraussetzung der in Fig. 3 gezeichneten Dehnungskurve von der Anfangsspannung 70 Gramm aus eine Arbeit leisten können, entsprechend dem Flächenraum $g\,m\,T\,T\,T\,T\,g$. Diese Arbeit kann leicht wirklich zur Erscheinung gebracht werden an einem Entlastungsapparate, sei es von der beschriebenen Form, sei es von anderer, die demselben Zwecke entspricht. Diese Arbeit hat offenbar keine in der Natur der Sache gegründete Grenze. Die Spannung wächst stetig mit der Dehnung, so lange nicht Störungen in der Beschaffenheit des Körpers auftreten. Der dreieckige Flächenraum wächst somit theoretisch mit der Anfangsspannung in infinitum. Hier kann übrigens auch gar nicht von Nutzeffekt die Rede sein, denn der elastische Körper gibt bei seiner Zusammenziehung nur die Arbeit wieder aus, die an ihm als solche bei der vorhergegangenen Dehnung verrichtet werden musste. Es wird nicht eine Form der Kraft, welche vorräthig da ist, in eine andere Form — die der mechanischen Arbeit — verwandelt, in welcher sie gebraucht werden soll, wie dies beim Muskel geschieht, wo chemische Spannkraft in Arbeit verwandelt wird*). Der Muskel

*) Ich möchte diese Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, um eine irrige Meinung zu bekämpfen, die sich in der physiologischen Litteratur festzusetzen droht. Sie geht dahin, dass die chemischen Spannkräfte im Muskel — wie etwa in der Dampfmaschine — zunächst in Wärme und dann erst in Arbeit verwandelt würden. Der Vergleich des Muskels mit der Dampfmaschine ist selbstverständlich zutreffend, soweit durch denselben nur die Anwendung des Principes der Erhaltung der Kraft auf den Muskel anschaulich gemacht werden soll. In diesem Sinne ist der Vergleich lehrreich und fruchtbar. Er scheint aber manche

also gibt, wenn er tetanisirt wird, nicht einfach die Arbeit wieder, welche seine Dehnung im ruhenden Zustande gekostet hat; er verwandelt sich nach unserer Auffassung, die, wie gezeigt wurde, keine bestreitbare Theorie, sondern eben nur eine Auffassung des Thatbestandes ist, — er verwandelt sich durch das Tetanisiren in einen elastischen Körper von anderer Form und Elasticität; um also die mögliche Arbeit zu bestimmen, haben wir nichts Anderes nöthig, als an die Stelle der Dehnungskurve des ruhenden die Dehnungskurve des thätigen Muskels zu setzen. Wir haben mithin als Maass der Arbeit bei Zusammenziehung des tetanisirten Muskels den dreieckigen Flächenraum zwischen der Dehnungskurve des tetanisirten Muskels einer in der Höhe der Anfangsdehnung zur Abscissenaxe parallel gezogenen Geraden und dem betreffenden Stück Ordinatenaxe, wie dies früher schon entwickelt wurde. Da die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels nun wohl ohne Zweifel wie die jedes andern elastischen Körpers sich in inf. von der Ordinatenaxe entfernt, so

zu dem erwähnten Irrthum verleitet zu haben, z. B. selbst Heidenhain hält es wenigstens für möglich (Siehe seine Abhandlung über mechanische Leistung etc. Seite 182), dass „die gesammte lebendige Kraft zunächst als Wärme auftreten und dann je nach Umständen ein grösserer oder geringerer Theil derselben in Arbeit verwandelt werden“ könnte. Dies ist aber unmöglich, das lässt sich nach den allgemeinsten Grundsätzen der mechanischen Wärmetheorie apodiktisch behaupten. Clausius hat nämlich ganz allgemein bewiesen, dass bei keinem Processe in der Welt das, was er als eine negative Verwandlung bezeichnet, und dazu gehört Verwandlung von Wärme in Arbeit, geschehen könne, ohne dass zugleich eine mindestens aequivalente positive Verwandlung (Disgregationsvermehrung, Uebergang von Wärme aus einem warmen in einen kalten Körper) geschähe. Von irgend welcher erheblichen Disgregationsvermehrung kann aber bei der Muskelaktion selbstverständlich keine Rede sein. Eine allfällige Verwandlung aus Wärme in Arbeit könnte also nur durch einen positiven Wärmefall „kompensirt“ sein, d. h. durch einen Uebergang von Wärme aus einem wärmeren in einen kälteren Körper. Ueber diesen Wärmefall gibt aber der von Clausius aufgestellte zweite Grundsatz der mechanischen Wärmetheorie quantitativen Aufschluss. Wenn nämlich eine Wärmemenge Q bei der absoluten Temperatur T in Arbeit verwandelt werden soll (ohne dass eine Disgregationsvermehrung statt hat), so muss eine Wärmemenge Q_1 aus einem wärmeren Körper von der Temperatur T_1 zu einem kälteren von der Temperatur T_2 übergeführt werden, so dass $\frac{Q_1}{T_2} - \frac{Q_1}{T_1}$ grösser oder mindestens gleich $\frac{Q}{T}$ ist. Wir wissen nun aus den Betrachtungen von Helmholtz, dass etwa ein Fünftel der verbrauchten chemischen Spannkräfte im menschlichen Körper in Arbeit verwandelt werden kann und nur $4/5$ davon als Wärme auf andere Körper übertragen wird. Wäre also der thierische Körper eine thermodynamische Maschine, so müsste der Ungleichung $\frac{4\,Q}{T_2} - \frac{4\,Q}{T_1} \geqq \frac{Q}{T}$ Genüge geschehen können. Den Grössen T und T_1 können wir aber allerhöchstens den Werth $(273 + 40^0)$ geben und T_2 dürfte daher höchstens den Werth 250 haben, d. h. die nach aussen abgegebene Wärme müsste bei der Verwandlung des andern Theiles der Wärme in Arbeit übergehen, auf einen Körper, dessen Temperatur allerhöchstens — 23° wäre. Dies ist aber absurd und wir müssen daher schliessen: Die Arbeit entsteht im Muskel nicht aus Wärme, es müssen vielmehr die chemischen Spannkräfte durch Vermittelung anderer (vielleicht elektrischer) Processe in Arbeit umgesetzt werden.

wird auch die Arbeit bei Zusammenziehung des tetanisirten Muskels mit der anfänglichen Dehnung in inf. wachsen. Anders aber könnte es sich mit dem Nutzeffekt verhalten, d. h. mit dem Theile der Arbeit, welcher *durch den Akt des Tetanisirens aus chemischer Spannkraft* erzeugt wird, und den wir, wie schon weiter oben gezeigt ist, finden, wenn wir von der ganzen Arbeit der Zusammenziehung des tetanisirten Muskels diejenige Arbeit abziehen, welche die Dehnung des ruhenden Muskels gekostet hat, und welche selbstverständlich der Muskel im ruhenden Zustande ohne erhöhten Verbrauch von Brennmaterial auch wieder geben könnte. Dieser *Nutzeffekt* könnte sich möglicherweise einer *endlichen* Grenze nähern. Ja es könnte auf den ersten Blick sogar scheinen, als ob dies unbedingt nothwendig wäre, aus Gründen, die in der allgemeinsten Natur der Sache lägen. Es könnte nämlich scheinen, als wäre folgendes Raisonnement zulässig: Wenn der Muskel bei unendlicher Belastung einen unendlichen Nutzeffekt lieferte, so wäre durch einen endlichen Aufwand von chemischer Spannkraft, wie er eben nöthig ist, um den Muskel für ein Mal in Tetanus zu versetzen, eine unendliche Arbeit erzeugt. Dies würde aber ein Trugschluss sein, denn um den ganzen Nutzeffekt wirklich zu erzielen, muss der Muskel nicht nur in den tetanisirten Zustand versetzt werden, sondern er muss auch so lange darin *erhalten* werden, wie eben die wirkliche Zusammenziehung dauert. Eine unendliche Zusammenziehung von unendlicher Dehnung an, würde aber offenbar eine unendliche Zeit dauern, und mithin auch einen unendlichen Aufwand an chemischer Spannkraft erfordern.

Wir sehen also, ob der Nutzeffekt möglicherweise theoretisch in infinitum wächst oder ob er sich bei immer wachsender Anfangsspannung einer endlichen Grenze asymptotisch nähert, resp. vielleicht gar ein Maximum hat, nach dessen Erreichung er wieder abnimmt, das lässt sich a priori nicht ausmachen, darüber kann nur die Erfahrung entscheiden. Es kommt einfach darauf an, wie die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels liegt in Beziehung zu der des ruhenden. Nach dem bisher Auseinandergesetzten wird man leicht einsehen: 1° Wenn sich die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels bis in infinitum in *endlichem* Abstande über der des ruhenden hält, dann wächst der Nutzeffekt mit wachsender Anfangsspannung in infinitum. 2° Wenn sich die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels der des ruhenden *asymptotisch nähert*, dann nähert sich auch der Nutzeffekt mit wachsender Anfangsspannung asymptotisch einer bestimmten endlichen Grenze. 3° Wenn die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels die des ruhenden *schneidet*, dann wächst der Nutzeffekt bis zu einem gewissen Maximum und nimmt bei weiter zunehmender Anfangsdehnung wieder ab. Welcher von diesen drei möglichen

Fällen im normalen Muskel verwirklicht ist, muss durch den Versuch entschieden werden. Die Weber'schen Versuche scheinen nun im Sinne des dritten Falles zu entscheiden. In der That sah Weber bekanntlich in einigen Versuchsreihen grosse Belastungen, die sich mit dem ruhenden Muskel in Gleichgewicht gesetzt hatten, bei der Tetanisirung sinken. Das heisst aber mit andern Worten: Es gibt gewisse hohe Belastungen, für welche der tetanisirte Muskel länger ist als der ruhende, und da er für kleine Belastungen kürzer ist als der ruhende, so muss die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels die des ruhenden schneiden. Beiläufig mag hier ausdrücklich gesagt sein, dass in einem solchen Falle mit sehr grosser Anfangsspannung keineswegs etwa der tetanisirte Muskel ausser Stande wäre, Arbeit zu leisten, oder Nutzeffekt zu liefern. Freilich, wenn die Last, welche ihn ruhend auf die betreffende Länge gedehnt hatte, an ihm hängen bleibt, so leistet er keine Arbeit, weil er sich dann eben überall nicht kontrahirt. Wenn man aber für geeignete Entlastung sorgte, so würde er sich kontrahiren und mehr Arbeit leisten als bei irgendwelcher kleineren Anfangsspannung. Jedoch würde der Nutzeffekt kleiner sein als für einen gewissen kleineren Werth der Anfangsspannung. In der That sei beispielsweise *ab* in Fig. 6 die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels, sie schneide bei *e* die Dehnungskurve *(cd)* des ruhenden. Denken wir uns jetzt den Muskel ruhend gedehnt um das Stück *ck*, wozu der Voraussetzung noch eine Last (oder Spannung) *kg* gehören würde. Wenn wir alsdann unter dieser konstant bleibenden Belastung den Muskel tetanisiren, so würde er sich um ein weiteres Stück *gi* ausdehnen, statt sich zu kontrahiren. Er würde also, statt Arbeit zu leisten, vielmehr der Schwere Gelegenheit geben, an ihm zu arbeiten und der Effekt wäre statt eines Nutzeffektes *sit venia verbo* ein Schadeffekt. Wenn wir aber derartige Veranstaltungen träfen (und solche sind gewiss möglich), dass die am Muskel wirkende Gegenkraft im Momente der Tetanisirung von *kg* auf *kf* herabgemindert würde und dann ferner stetig abnähme nach Maassgabe der Verkürzung, dann würde der Muskel sich vollständig zusammenziehen und dabei eine dem Flächenraum *akf* entsprechende Arbeit leisten. Die Anschauung ergibt auch sofort, dass sie eben, wie behauptet wurde, grösser wäre als bei irgend einem kleineren Werthe der Anfangsdehnung. Der Nutzeffekt wäre dagegen in unserem Falle $= akf - cgk = (ahe + hefk) - (ceh + hefk + efg) = (ahe - ceh) - efa < ahe - ceh$, d. h. kleiner als der Nutzeffekt bei der Anfangsdehnung *ch* im ruhenden, resp. *ah* im tetanisirten Zustande, bei welcher Anfangsdehnung das Maximum des Nutzeffektes erzielt würde unter der Annahme, dass sich eben die beiden Dehnungskurven im Punkte *e* schnitten.

Ich glaube nicht, dass wir uns bei den Weber'schen Versuchen ohne Weiteres

beruhigen und es als allgemeines Gesetz schon hinstellen können, dass die beiden Dehnungskurven des Muskels im Allgemeinen einander schneiden und mithin der Nutzeffekt ein Maximum hat. Weber sagt ausdrücklich, und es zeigt sich beim Ueberschauen seiner Versuchsreihen sofort, dass er das in Rede stehende seltsame Phänomen nur bei grosser Ermüdung des Muskels gesehen hat. Wir können es daher recht wohl für eine Eigenheit des ermüdeten Muskels ansehen, die dem frischen Muskel nicht zukommt. Ich habe es daher nicht für überflüssig gehalten, selbst noch Versuche über diesen Punkt anzustellen, die sich von der Weber'schen besonders dadurch unterschieden, dass der Muskel mit dem lebenden Thiere im Zusammenhange stand. Bei andern Froschgastrocnemien halte ich bereits gesehen, dass bei 500 Gramm Last die beiden Dehnungskurven nicht mehr sehr weit von einander ablagen. Daraus war zu schliessen, dass, wenn überall ein Durchschnittspunkt beider Kurven existirte, derselbe einer Spannung entsprechen müsse, die nicht sehr weit über 500 Gramm liegt. Ich nahm nun einen neuen Gastrocnemius und belastete denselben sogleich ganz frisch mit 1000 Gramm, aber auch bei dieser kolossalen Belastung sah ich bei der Reizung ganz deutlich Verkürzung eintreten, freilich nur eben eine Spur, aber ganz sicher keine Verlängerung. Mit der Belastung noch weiter zu gehen, scheint mir ohne Sinn, denn schon mit 1000 Gramm setzt sich der ruhende Muskel nicht mehr eigentlich recht ins Gleichgewicht. Ich musste den Versuch anstellen, während noch die elastische Nachwirkung im Gange war. Eine noch grössere Last würde sicher den Muskel ganz und gar verändern. Wenn ich nun auch auf meinen Versuch hin kein ganz entscheidendes Wort sprechen kann, so dürfte doch durch denselben höchst wahrscheinlich gemacht sein, dass beim unermüdeten Muskel die beiden Dehnungskurven einander im Bereiche der Spannungen, von denen überall die Rede sein kann, nicht durchschneiden, sondern dass eher die zweite Annahme einer asymptotischen Annäherung die richtige ist, dass mithin der Nutzeffekt nicht ein Maximum, sondern eine asymptotische Grenze hat.

Es wäre ohne Zweifel von Interesse den numerischen Werth der in Rede stehenden Grenze in einzelnen Fällen angeben zu können. Dies mit einiger Genauigkeit zu thun, scheint mir allerdings unmöglich, indessen kann man sich wenigstens eine entfernt angenäherte Vorstellung davon verschaffen. Um nämlich die Grenze genau zu bestimmen, müsste man die beiden Dehnungskurven empirisch genau verzeichnen bis zu den Spannungsgraden, für welche sie eben nicht mehr merklich von einander abstehen. Dies ist aber absolut unmöglich, denn mit den erforderlichen Spannungswerthen lässt sich nicht mehr genau experimentiren. Man muss sich also auf empirische Bestimmung der An-

fangstheile der Dehnungskurven beschränken und muss dieselben nach Gutdünken weiter ziehen, bis sie hinlänglich nahe aneinander kommen, und muss endlich den Flächenraum zwischen beiden Kurven und dem betreffenden Stücke Ordinatenaxe messen. Selbstverständlich kann dies Verfahren nicht zu genauen Resultaten führen, aber es kann uns immerhin von dem gesuchten Werthe der in Rede stehenden Grösse eine Idee geben.

Ich habe nun zunächst einige der Weber'schen Versuchsreihen in der beschriebenen Weise behandelt. Und zwar wählte ich diejenigen aus, in welchen Belastungen vorkommen, die nur noch wenig gehoben werden. Leider konnte ich aus diesem Grunde die Reihe *C*, welche sich übrigens am schönsten graphisch darstellt, nicht brauchen. Von den Reihen *D*, *E*,*) *K*,*L*,*M* wurden die ersten Versuche mit Eliminirung des Ermüdungseinflusses nach Webers Methode zur Konstruktion der Dehnungskurven benutzt, die bei den höchsten hier vorkommenden Belastungen schon nicht mehr weit auseinander liegen, so dass eine sehr weite hypothetische Verlängerung nicht nöthig ist. Es fällt bei graphischer Darstellung mehrerer von diesen Reihen auf, dass die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels bei einem gewissen mittleren Belastungsgrad steiler abzufallen scheint als bei den geringeren und bei den grösseren, so dass sie einen Wendepunkt bekäme. Auch bei der Versuchsreihe *C*, die wie gesagt zu unseren Rechnungen nicht mit benutzt werden konnte, fällt der letzte Punkt der ersten Gruppe ziemlich tief unter den Kurvenzug, welcher sich den vorhergehenden Punkten sehr schön anschliesst. Auch dies deutet auf einen solchen Wendepunkt. In meinen eigenen Versuchsreihen konnte ich etwas derartiges nicht bemerken. Die Ergebnisse dieser Behandlung der Weber'schen Versuchsreihen sind nachstehend tabellarisch zusammengestellt.

	Grenze des Nutzeffekts	Gesammtarbeit	Zur Dehnung des ruhenden Muskels aufgewendete Arbeit
Reihe D	781	971	190
» E	868	1038	170
» K	720	790	70
» L	596	766	170
» M	980	1255	275

Unter Gesammtarbeit ist diejenige verstanden, welche bei einer so hohen Anfangsspannung geleistet werden könnte, dass dabei nahezu die Grenze des Nutzeffektes herauskäme. Für dieselbe Anfangsspannung gilt der Werth, der in der 3. Spalte aufgeführten

*) Ich nehme an, dass in dieser Reihe durch einen Druckfehler die Zahlen 43,5 und 40,4 in Versuch 4 und 5 falsch gestellt sind.

Grösse. Selbstverständlich können die hier berechneten Werthe nicht auf grosse Genauigkeit Anspruch machen, daher ich mich zu ihrer Bestimmung auch der allereinfachsten Methode bedient habe.

Ich will nun noch eine eigene Bestimmung derart mittheilen, am Gastrocnemius des lebenden Frosches ausgeführt. Damit der Leser den Grad der Zuverlässigkeit selbst beurtheilen könne, lege ich die ganze Versuchsreihe in graphischer Darstellung vor. Siehe Fig. 7. Die Zahlen an der Grundlinie bedeuten die Lasten in Grammen. Die Punkte h geben die Höhen, in welchen die Lasten mit dem tetanisirten, die Punkte T die Höhen, wo die Lasten mit dem ruhenden Muskel in Gleichgewicht waren. Die Ordinaten sind im Verhältniss 10 : 4 vergrössert. Ich lege nun durch die empirisch gegebenen Punkte mit möglichst kleinen Abweichungen stetige Kurvenzüge und setze sie über 500 hinaus nach Gutdünken fort. Die untere Kurve ist also die Dehnungskurve des ruhenden Muskels, die obere die des tetanisirten. Man sieht, dass bei etwa 900 Gramm Last die beiden Kurven so nahe aneinander rücken, dass bei weiterer Vergrösserung der Last nicht mehr viel zum Nutzeffekt hinzukommen kann. Nun repräsentirt der Flächenraum ade etwa 4820, der Flächenraum cde etwa 1360, und daher der Flächenraum adc etwa 3460 Millimetergramm. Wir hätten also das Ergebniss: Unser Gastrocnemius kann von der Anfangsspannung 900 Gramm aus, möglicherweise ungefähr 4820 Millimeter-Gramm Arbeit leisten, davon sind 1360 nur zurückgegeben, indem diese Arbeit als solche zur Dehnung des ruhenden Muskels hatte aufgewendet werden müssen. Die übrigen 3460 Millimetergramm sind der Nutzeffekt und zwar ist dies nahezu die Grenze desselben.

Bei Vergleichung meiner Zahlen mit den aus den Weber'schen Versuchsreihen gewonnenen muss es auffallen, dass bei diesen sich ein weit günstigeres Verhältniss zwischen der Gesammtarbeit und dem Nutzeffekt herausstellt als bei jenen. In der Weber'schen Versuchsreihe E würde der Grenznutzeffekt über 91 % der Gesammtarbeit im günstigsten Falle betragen, in D, K, M über 80% und in L wenigstens nahezu 80%, in meiner Versuchsreihe dagegen nur etwas über 60%. Vom teleologischen Gesichtspunkte aus ist das günstigste Verhältniss offenbar das wahrscheinlichste und ich glaube in der That, dass in dieser Beziehung die Weber'schen Versuche den Vorzug verdienen. Während nämlich Weber die Standhöhe des unteren Muskelendes ganz direkt maass, waren in meinen Versuchen zwischen Muskel und Rähmchen ziemlich lange Zwischenstücke (die eben zu meinen übrigen Versuchen unentbehrlich waren) ein langer Seidenfaden und Drahtstückchen. Diese können aber nicht als gänzlich undehnbar angesehen werden und es dürften

also die wahren Dehnungskurven in meinem Versuche beide nicht so steil abfallen, wie die in Fig. 7 gezeichneten. Dann würde aber offenbar das Verhältniss zwischen Nutzeffekt und Gesammtarbeit günstiger erscheinen. Da indessen dieser Umstand auf die Bestimmung des Nutzeffektes selbst ohne Einfluss ist, so habe ich es unterlassen noch besondere Versuche nach der Weber'schen Methode anzustellen.

Wir können endlich noch unsere Bestimmungen benutzen, zu ermitteln, wie viel Nutzeffekt von einer Gewichtseinheit Muskelsubstanz bei einer tetanischen Zusammenziehung zu erzielen ist; wir brauchen zu dem Ende nur die gefundene Zahl für den Grenznutzeffekt durch das Gewicht des Muskels zu dividiren, welches in den Weber'schen Versuchsreihen mit angegeben ist und in meinem Versuche etwa 0,789 Gramm betrug. So ergeben sich folgende Zahlenwerthe:

Grenznutzeffekt von 1 Gramm Froschmuskelsubstanz		berechnet aus		
3324	. . . . .	Weber's Versuchsreihe		K
3725	. . . . .	»	»	L
4157	. . . . .	»	»	M
4444	. . . . .	»	»	D
5760	. . . . .	»	»	E
4385	. . . . .	meiner Versuchsreihe		Fig. 7.

Eine vollständige Uebereinstimmung dieser Zahlen war nicht zu erwarten, theils schon, weil zu ihrer Bestimmung stets nur ziemlich unzulängliche Mittel gegeben sind, theils aber auch, weil gewiss die in Rede stehende Grösse nicht unbedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen sein wird, und weil dieselbe von der Ermüdung sicher bedeutend beeinflusst wird. Es ist namentlich in Anbetracht des letzten Umstandes bemerkenswerth, dass der aus meiner Versuchsreihe — in welcher so zu sagen keine Ermüdung stattfand — mit den höchsten Werthen, die sich aus den Weber'schen Versuchsreihen ergeben, sehr nahe übereinkommt.

11. Bemerkungen über den Betrag der chemischen Processe beim Tetanus.

In den sämmtlichen bisher erörterten Versuchen haben wir stets den tetanischen Zustand des Muskels sich vollständig entwickeln lassen, und dann erst demselben gestattet, sich zu verkürzen, und dabei mittels der entwickelten elastischen Spannkräfte Arbeit zu leisten. Dass dies von den Versuchen gilt, in welchen das Myographionrähm-

chen anfangs durch den Elektromagnet festgehalten wurde, ist ohne Weiteres ersichtlich, aber es gilt auch von den Versuchen mit dem Entlastungsapparate. In der That waren ja diese Versuche so eingerichtet, dass der Muskel erst dann den Apparat in Bewegung setzen konnte, wenn seine Spannung so gross war, wie sie ihm im vollständig entwickelten Tetanus bei der Länge zukommt, welche ihm durch Dehnung im ruhenden Zustande wirklich gegeben war. Er konnte also erst nach vollständiger Entwickelung des tetanischen Zustandes anfangen sich zu verkürzen.

Diese Bedingung, welche wir bisher setzten, vereinfacht den Vorgang der Muskelverkürzung offenbar bedeutend, denn sie verwandelt ihn in die Verkürzung eines Körpers von konstanter Elasticität, vorausgesetzt, dass wir berechtigt sind, anzunehmen, der vollständig tetanisirte Muskel sei in der That ein Mal dasselbe Ding als das andere Mal, und seine Spannung hänge eben lediglich von seiner Länge ab, welche letztere Eigenschaft ja einen Körper von konstanter Elasticität ausreichend charakterisirt. Unsere Versuche können daher auch umgekehrt dazu dienen, diese Annahme — welche neuerdings nicht so ganz unbezweifelt dasteht — zu befestigen. Dass im Gleichgewicht die Spannung des tetanisirten Muskels nur Funktion seiner Länge ist, das geht schon zur Genüge aus früheren Versuchen hervor. Nunmehr können wir aber die Ueberzeugung gewinnen, dass auch während einer Bewegung in jedem Augenblicke die Spannung herrscht, welche nach der aus den Gleichgewichtshöhen ermittelten Dehnungskurve der betreffenden Länge zukommt. Hierfür sprechen schon die Versuche, in denen das Gewicht aufgeworfen wird. Fanden wir doch dabei ganz ähnliche Arbeitswerthe, wie wir sie an einem Kautschukprisma fanden, d. h. ein Zurückbleiben der äusseren Arbeit hinter der Arbeit der elastischen Kräfte, um so mehr je kleiner die geworfene Last ist. Direkt beweisend sind aber die Versuche am Entlastungsapparate, in denen die ganze theoretisch geforderte Arbeit wirklich zum Vorschein kommt. Hier hat man also im schliesslichen Effekt die Spannungswerthe, welche den verschiedenen während der Verkürzung vorkommenden Längen zugehören, summirt vor Augen.

Da nun der mechanische Zustand des Muskels offenbar die Folge, oder, wenn man will, der sichtbare Ausdruck der in ihm statthabenden Processe ist, so scheint der Schluss bindend, dass im vollen Tetanus immer dieselben Processe stattfinden müssten, natürlich gleichen Erregbarkeitszustand des Muskels vorausgesetzt. Es scheint mit andern Worten, als ob man schliessen könnte: Jede Sekunde Tetanus kostet einen gewissen Aufwand an verbrennlichen Stoffen, unter welchen äusseren Umständen (Spannung) sich auch der Muskel befinden möge. Wäre dem wirklich so, dann würden meine Versuche

den Resultaten der Heidenhain'schen Untersuchungen über Wärmeentwickelung direkt widersprechen. Heidenhain hat nämlich die merkwürdige Thatsache gefunden, dass der tetanisirte Muskel mehr Wärme entwickelt, wenn man ihn an der Verkürzung hindert, als wenn man ihm dieselbe erlaubt. Ist man nun auch in Untersuchungen so delikater Art stets geneigt, selbst seinen eigenen Augen zu misstrauen, wie vielmehr jeden von Andern ausgesprochenen Satz nur mit grösster Vorsicht anzunehmen, so scheint mir doch gerade dieser Satz Heidenhain's vor der allerstrengsten Prüfung bestehen zu können. Seine Zahlen sprechen so unzweideutig, dass nur die Annahme der allergröbsten Täuschungen uns erlauben würde, den Satz anzuzweifeln.

Bei genauerer Betrachtung widerspricht nun aber die Heidenhain'sche Thatsache keineswegs der hier vertretenen Anschauungsweise. Wenn ich behaupte, der tetanisirte Muskel sei wesentlich stets ein und dasselbe Ding, so ist das selbstverständlich nicht so gemeint, dass an demselben gar nichts mehr variabel wäre. Im Gegentheil beschäftigen wir uns ja schon im ganzen Verlaufe dieser Untersuchung mit zwei variabelen Attributen dieses Dinges, nämlich mit seiner variabelen Länge und seiner variabelen Spannung, aber es ist nur eine dieser Grössen unabhängig variabel, die andere ist Funktion derselben. Und ich behaupte nun weiter: Der ganze Zustand des tetanisirten Muskels ist durch eine einzige unabhängig Variabele bestimmt, alle übrigen Grössen, welche seinen Zustand charakterisiren, sind Funktionen der einen Urvariabelen. Am zweckmässigsten dürfte es sein, die Länge zur Urvariabelen zu wählen. Wir hätten dann zu sagen: der ganze Zustand des tetanisirten Muskels ist Funktion seiner Länge (selbstverständlich so lange das innere Gefüge des Muskels keine Veränderungen durch Ermüdung etc. erlitten hat). Dass in der That die Spannung lediglich Funktion der Länge ist, kann nach dem Vorhergehenden als hinlänglich bewiesen gelten. Zur Charakteristik des Zustandes des tetanisirten Muskels gehört aber offenbar noch eine andere Grösse, die Intensität der in ihm vorgehenden chemischen Processe und der damit zusammenhängenden Wärmeentwickelung. Diese Grösse hat man wohl bis zu Heidenhains Untersuchungen meist für eine Konstante gehalten, aber unsere Anschauungsweise — nämlich die Weber'sche — fordert dies keineswegs. Sie verträgt sich sehr gut mit der Annahme, dass diese Grösse wie die Spannung variabel sei, nur muss sie alsdann ebenfalls wie die Spannung Funktion der Länge sein. Man müsste annehmen, der tetanisirte Muskel hat bei der Länge l_1 die und die bestimmte Spannung s_1, und verbraucht die und die bestimmte Menge Brennmaterial m_1 per Sekunde. Bei einer andern Länge

l_2 hat er die und die bestimmte andere Spannung s_2 und verbraucht die und die bestimmte andere Menge m_2 Brennmaterial per Sekunde.

Um die vollständige Verträglichkeit der Heidenhain'schen Thatsache mit der hier vertretenen Anschauungsweise recht hervortreten zu lassen, sei es mir gestattet, noch einmal auf das oben schon erwähnte Volkmann'sche Beispiel zurückzukommen. Ich lege diesem Beispiel auch noch in anderen Beziehungen Werth bei, sofern ich mich stets — und es dürfte wohl den meisten Physiologen gerade so gehen — durch die bahnbrechenden Entdeckungen du Bois-Reymonds gedrängt fühle, im Muskel geradezu eine elektrodynamische Maschine zu vermuthen. Denken wir uns also eine elastische Drahtspirale, die jederzeit mit einer galvanischen Kette von konstanter elektromotorischer Kraft in Verbindung gesetzt werden kann. Sobald wir die Verbindung herstellen, verwandelt sich die Spirale in einen Körper von anderer natürlicher Länge und von anderer Dehnungskurve, gerade so wie der Muskel beim Tetanisiren. So ohne Weiteres würde nun in diesem Apparate, so lange er geschlossen ist, der Stoffverbrauch resp. die Wärmeentwickelung von der Länge oder der Spannung unabhängig sein. Es würde per Sekunde ein gewisses Maass Zink verbrannt, möchte man die Spirale gedehnt erhalten, oder möchte man sie sich verkürzen lassen, abgesehen von der Zeit, in welche der Akt der Verkürzung selbst fällt, und wo durch die Gegeninduktionen der Kettenstrom geschwächt wird. Jetzt denke man sich aber an der Spirale eine Einrichtung angebracht, vermöge deren ihr Leitungswiderstand abhängig wäre von ihrer Länge und zwar so, dass derselbe um so kleiner würde, je länger man sie durch Dehnung macht. Ich überlasse es der Einbildungskraft des Lesers, sich irgend welche Einrichtung zu ersinnen, die das Verlangte leisten könnte. Ohne Zweifel wäre es auf mannigfache Weise zu erreichen. Sofort würde sich aber unser Apparat verhalten, wie sich der Muskel nach Heidenhain's Versuchen wirklich verhält. In der That würde jetzt im geschlossenen Apparate mehr Zink per Sekunde verbrannt, wenn die Spirale lang ist, als wenn sie kurz ist; denn bei grösserer Länge würde ja wegen des geringeren Widerstandes bei gleichbleibenden elektromotorischen Kräften der Strom stärker. In genau derselben Weise würde eine Einrichtung des Apparates wirken, durch welche die elektromotorischen Kräfte mit der Länge der Spirale wüchsen.

Man wird nicht verkennen, dass der Punkt, auf welchem wir im Augenblicke stehen, wohl zum Ausgangspunkte weiterer Betrachtungen über die innere Mechanik der Muskelfaser genommen werden könnte. Ja es liessen sich sogar dazu schon jetzt manche bereits bekannte Thatsachen in diese Betrachtungen mit verweben. Ich denke zunächst

an die von du Bois-Reymond beobachteten Erscheinungen (Siehe Untersuchungen über thier. Elektr. Bd. II a, S. 74 ff.). Er sah den Widerstand eines Froschgastrocnemius bei Reizung seiner Nerven abnehmen, wenn der Muskel an der Gestaltveränderung absolut gehindert war, und zunehmen, wenn er seine Form ein wenig ändern konnte. Du Bois-Reymond selbst gibt der letzteren Thatsache die Deutung, dass die Gestaltveränderung im Sinne einer Mehrung des Widerstandes wirke. Eine Mehrung des specifischen Widerstandes der Substanz ist dadurch aber nicht ausgeschlossen. Wem fallen nicht ferner die Beobachtungen Meissners ein, nach denen die elektromotorische Wirksamkeit des ruhenden Muskels durch Dehnung erhöht wird. Leider besteht freilich zwischen diesen und den Beobachtungen du Bois-Reymonds noch immer, so viel ich weiss, von keiner Seite aufgegebener Widerspruch, und es kann daher einer, dem nicht eigene Untersuchungen hierüber zur Seite stehen, keine Folgerungen daraus ziehen. Ich will mich daher, da ich, überall gegenwärtig, nichts neues Thatsächliches beibringen kann, das in der fraglichen Richtung weiter führt, auf diese Andeutung beschränken.

12. Arbeit bei Zusammenziehung eines Muskels während der Entwickelung des Tetanus.

Wir wollen jetzt übergehen zur Betrachtung der Arbeit des Muskels, wenn er einer konstanten Last entgegenwirkt, und wenn sich der erregte Zustand erst während des Hubes der Last entwickelt. Dies geschieht allemal dann, wenn man eine Last an den ruhenden Muskel anhängt, sie mit diesem in's Gleichgewicht setzen lässt, und nun, ohne weitere Kräfte wirken zu lassen, den Muskel tetanisirt. Hier wird natürlich die Last zu steigen anfangen, sowie der Muskel nur im mindesten seinen Zustand ändert; denn sie war ja mit den Spannkräften des Muskels im ursprünglichen ruhenden Zustande gerade im Gleichgewicht. Die volle Entwickelung des tetanischen Zustandes erfordert nun bekanntlich sehr merkliche Zeiträume, die oft mehr als eine Sekunde betragen. Allerdings ist die Zustandsänderung in den ersten Augenblicken nach der Reizung bedeutend rapider als später, aber momentan ändert sich der Zustand auch anfangs nicht um endliche Differenzen.

Wir haben es also im gegenwärtigen Falle nicht mit einem elastischen Körper von konstanter natürlicher Länge zu thun, sondern mit einem Körper, dessen natürliche Länge und dessen Spannung folglich für irgend eine bestimmte Länge variirt während des Aktes der Zusammenziehung, und zwar ist offenbar in keinem Augenblicke der Entwicke-

lung des Tetanus für irgend eine bestimmte Länge die Spannung so gross, wie sie für dieselbe nach vollständiger Entwickelung des Tetanus sein würde. Die Last erfährt daher, wenn sie während der Entwickelung des Tetanus schon steigt, in keinem Augenblicke eine so grosse Beschleunigung von Seiten der Muskelspannung, als wenn sie erst nach vollständiger Entwickelung des Tetanus zu steigen anfängt. Es kann also im Allgemeinen, unter den jetzt in Rede stehenden Umständen, nicht so viel Arbeit geleistet werden, als unter den vorher betrachteten Bedingungen. Dies findet sich denn auch in der Erfahrung sofort bestätigt. Der Wurf über die Gleichgewichtshöhe hinaus fällt bei einigermaassen grösseren Lasten gänzlich fort und ist auch für die kleinsten Belastungen ganz unbedeutend. Wenn man mit demselben Muskel abwechselnd Versuche der einen und der andern Art anstellt, so bemerkt man öfters, dass die Gleichgewichtshöhe bei frei aufsteigender Last ein wenig grösser ausfällt, als wenn die Verkürzung des Muskels bis zur vollständigen Entwickelung des Tetanus verhindert wird. In solchen Fällen kann es sich ereignen, dass unter jenen Bedingungen faktisch mehr Arbeit geleistet wird, als unter diesen, entgegen unserer theoretischen Forderung. Der Widerspruch ist aber nur ein scheinbarer, denn solche Fälle kommen offenbar darauf hinaus, dass bei gehemmter Verkürzung, wo die höchsten Spannungen einige Zeit andauern, schon während der Reizungsdauer eine merkliche Ermüdung eintritt. Unsere theoretischen Betrachtungen beziehen sich aber auf den unveränderten Muskel. Uebrigens ist die soeben erwähnte Erscheinung keineswegs ganz regelmässig; im Gegentheil sind meist zwischen den Gleichgewichtshöhen bei der einen und andern Art der Zusammenziehung nur Unterschiede wechselndes Sinnes und von der Ordnung, wie sie auch bei Wiederholung desselben Versuches unter ganz gleichen Bedingungen vorkommen.

Wenn man beachtet, wie enorm die Wurfarbeit bei mässiger Belastung dadurch gefördert wird, dass man dem Muskel erst nach vollständiger Entwickelung des Tetanus die Zusammenziehung erlaubt, so liegt wiederum der Gedanke nahe, dass die Natur von diesem Principe Gebrauch macht, wo es auf grosse Wurfarbeit abgesehen ist. Es stellt also auch hier wieder das Studium der Eigenschaften der Muskelfaser der deskriptiven und vergleichenden Anatomie interessante Fragen. Erinnern möchte ich hier beispielsweise an den bekannten Käfer, der zwei Leibesringe in flektirter Stellung aneinanderhackt und dann (offenbar nach vollständiger Entwickelung des Tetanus in den Streckmuskeln) losschnellen lässt. Andere schlagende Beispiele sind mir im Augenblicke nicht gegenwärtig, jedoch zweifle ich nicht, dass ein genaues Studium der Gelenkmechanismen solche in Fülle bieten würde. Ich will mich nun auch nicht in genauere Analyse der unge-

hemmten tetanischen Kontraktion einlassen, weil alle die Principien, welche dabei anzuwenden wären, auch zur Sprache kommen bei einem Gegenstande, dem wir jetzt unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, nämlich der Arbeitsleistung durch eine Einzelzuckung. Auch Versuchsreihen über freie tetanische Zusammenziehungen unterlasse ich mitzutheilen, da der Ausdruck der Resultate in Worten ausreichend sein dürfte, um so mehr, als derartige Versuchsreihen wohl fast jeder Physiologe schon selbst angestellt hat.

13. Arbeitsleistung bei einer einzelnen Zuckung.

Bekanntlich hat Helmholtz den zeitlichen Verlauf einer Muskelzuckung zum Gegenstande einer klassischen Untersuchung*) gemacht. Aus den Ergebnissen derselben lassen sich nun bemerkenswerthe Folgerungen über die unter verschiedenen Umständen durch eine Zuckung zu leistende Arbeit ziehen. Die Bestätigung dieser Folgerungen durch den Versuch dürfte schon an sich hinreichendes Interesse bieten. Es wird aber noch dadurch erhöht, dass eben den Folgerungen noch gewisse Annahmen über Eigenschaften der Muskelfaser zu Grunde liegen, die also, wenn sich unsere Folgerungen bestätigen, erwiesen, wenn sie sich nicht bestätigen widerlegt sind.

Wir können das wesentlichste Ergebniss der Helmholtz'schen Untersuchung über den zeitlichen Verlauf der inneren Aenderungen im Muskel, bei momentaner Erregung so formuliren: Die natürliche Länge des Muskels nimmt von einem gewissen Augenblicke an ab, anfangs mit zunehmender, später mit abnehmender Geschwindigkeit und nachdem sie ein Minimum erreicht hat, nimmt sie wieder zu, um ihren ursprünglichen, für den ruhenden Zustand geltenden Werth (wahrscheinlich asymptotisch) wieder zu erreichen. Dieser ganze Process ist in etwa einer Sekunde durchschnittlich vollendet und schon nach Verlauf von etwa 1/2 Sekunde hat der Muskel schon wieder nahezu seine ursprüngliche Länge. Helmholtz nimmt offenbar noch an, dass der Verlauf dieser inneren Veränderungen genau derselbe bleibt, wenn auch der Muskel verschiedenen äusseren Bedingungen der Belastung etc. unterworfen wird. Diese Annahme ist nun freilich durch Helmholtz's Versuche nicht vollständig bewiesen, indessen spricht doch sehr dafür, dass sich aus seinen graphischen Versuchen und aus seinen Versuchen mit Ueberlastung dem Sinne nach gleiche Schlüsse ziehen lassen, eben der Satz den ich vorstehend formulirt habe.

Wir wollen uns jetzt auch ganz auf den Standpunkt der fraglichen Annahme stellen

*) Müller's Archiv, 1850.

und dann einige Folgerungen ableiten, wie der äussere Verlauf der Zuckung von äusseren Umständen abhängen muss. Der äussere Verlauf der Zuckung oder eigentlich der Bewegung einer am Muskel befestigten Last ist nämlich nicht zu verwechseln mit dem Verlauf der inneren Zustandsänderungen des Muskels. Wenn dieser in zwei Fällen genau derselbe ist, so muss jener gerade verschieden sein, je nach verschiedenen äusseren Umständen. Wie er sich gestalten muss, in dem bestimmten Falle, wo der Muskel eine Last frei hebt, welche im ruhenden Zustande mit ihm im Gleichgewicht war und wo sonst keine träge Masse mit in die Bewegung gezogen wird und wo endlich keine namhaften äusseren Reibungswiderstände vorhanden sind, das hat Helmholtz in der citirten Abhandlung erörtert. Was die unter solchen Umständen bei der Zuckung geleistete Arbeit betrifft, so sieht man leicht, dass sie nicht sehr viel grösser sein kann als das Produkt aus Last und der Höhe, auf welcher sie der Muskel im Gleichgewicht halten könnte, wenn er im Maximum der bei der Erregung vorkommenden Verkürzung dauernd verbliebe. Mit andern Worten, man sieht, dass keine sehr beträchtliche »Wurfarbeit« vorkommen wird. In der That wird ja unter den gedachten Umständen von vorn herein die Last ziemlich ebenso schnell steigen als die natürliche Länge des Muskels abnimmt (stellenweise eilt sogar das steigende Gewicht voraus); die Differenz der natürlichen Länge des Muskels und seiner wirklichen Länge wird also in keinem Augenblicke der Kontraktion bedeutend grösser sein als sie vor der Kontraktion im ruhenden Zustande war. Daher wird auch die Spannung in keinem Augenblicke bedeutend grösser sein als sie vorher war, d. h. sie wird immer dem Gewichte der angehängten Last nahezu gleich sein. Wäre sie diesem stets wirklich genau gleich, so würde die Gesammtsumme der zur Wirksamkeit kommenden elastischen Spannkräfte eben genau gleich sein dem Produkt aus der Last und der Höhe, bis zu welcher es im Gleichgewichte gehoben werden könnte. In Wirklichkeit kann sie nun wie gezeigt wurde nicht sehr viel grösser sein, was auch in der von Helmholtz mitgetheilten Kurve offenbar zutrifft. Ganz anders gestaltet sich schon die Sache, wenn mit der aufzuwerfenden Last noch träge Masse in Verbindung ist, wie es z. B. der Fall ist, wenn der Muskel ein Myographionrähmchen dreht, dessen Masse zu beiden Seiten der Axe vertheilt ist. Wenn hier z. B. 10 Gramm dem Muskel zur Last fallen, so muss weit mehr als die Masse von 10 Grammen in Bewegung gesetzt werden. Die Bewegung wird also bedeutend verzögert werden, oder mit andern Worten der Endpunkt des Muskels kann nicht so schnell steigen, als wenn keine aequilibrirten Massen im Spiele wären. Es wird also in gewissen Stadien der Bewegung die Differenz zwischen der schon sehr verkleinerten natürlichen Länge und der wirklichen Länge bedeu-

tend grösser sein als im ersten Falle. Mithin wird auch in diesen Stadien der Bewegung die Spannung bedeutend grösser sein als sie im ersten Falle jemals wird. Es kommt somit eine viel grössere Summe von elastischen Spannkräften zur Wirksamkeit. Wir haben also zu erwarten, dass im gegenwärtigen Falle mehr äussere Arbeit zum Vorschein kommt, d h. dass eine bestimmte Last höher aufgeworfen wird, wenn sie mit aequilibrirter träger Masse verbunden ist, als wenn sie allein am Muskel hängt. Natürlich hat diese Steigerung der Arbeit durch träge Masse ihre Grenze. Man sieht nämlich sofort: ist die träge Masse so gross, dass noch keine merkliche Bewegung eingetreten wäre in dem Augenblicke, wo die natürliche Länge des Muskels schon wieder grösser wird, dann kann es dahin kommen, dass das Gewicht gar nicht bedeutend gehoben wird.

Dies wird nun durch den Versuch ganz entschieden bestätigt. Ich habe denselben folgendermaassen angestellt. Der Muskel arbeitete an einem ganz leichten Holzhebel mit Zeichenstift, an welchem noch im Anknüpfungspunkte des Muskels eine Wagschale hing, die verschiedene Gewichte aufnehmen konnte. Die ganze träge Masse dieses Apparates kann als verschwindend klein angesehen werden und wir können annehmen, die Zuckung verlaufe so, als ob nur das spannende Gewicht am Muskel hinge. Der Apparat, ohne Gewicht auf der Schale, spannte den Muskel mit etwa 5 Grammen. Auf derselben Axe war nun für sich drehbar eine selbst schon ziemlich massenhafte Messingscheibe, die dann noch an zwei diametral gegenüberliegenden Punkten mit je 100 Gramm belastet war, welche sich gegenseitig aequilibrirten. Die Messingscheibe konnte durch eine einfache Manipulation vermittelst eines kleinen Riegels mit dem Holzhebel in Verbindung gesetzt werden. Man konnte also denselben Muskel zucken lassen, abwechselnd bloss mit dem Holzhebel und seiner Belastung, oder so, dass er auch noch die Scheibe mit den 200 Gramm in Bewegung setzen musste. Ich will eine Versuchsreihe derart in graphischer Darstellung mittheilen. Siehe Fig. 8. Die Versuche am Holzhebel allein bilden eine Reihe für sich und ebenso die Versuche, wo die Scheibe mit demselben in Verbindung war. Jede Reihe besteht aus 11 Versuchen, und in jeder folgen sich die Belastungen auf der Wagschale so 0, 5, 10, 15, 20, 25, 20, 15, 10, 5, 0, so dass man je zwei Versuche mit gleicher Last auf die Ermüdungsstufe des 6. Versuches reduciren kann. In der Figur sind übrigens die Originalpunkte angegeben und zwar: die Anfangslage des Zeichenstiftes in Ruhe mit einem wagrechten Strichelchen, die höchste Lage desselben in Bewegung mit einem kleinen Häkchen; die Zeichen links an den Ordinaten beziehen sich auf die ersten, die Zeichen rechts auf die letzten Versuche jeder Reihe. Die Gesammtlast, welche nach dem vorhin bemerkten um 5 Gramm grösser ist als das

Gewichtstück auf der Wagschale, ist an den Ordinaten angeschrieben. Bei A in der Fig. 7 ist die Reihe von Versuchen ohne Scheibe, bei B die Reihe mit Scheibe dargestellt. Die Unterschiede der Wurfhöhen springen sofort in die Augen. Man bemerkt sofort auch noch, dass die Gleichgewichtshöhe um so mehr von der Wurfhöhe übertroffen wird, je kleiner die Last ist, ganz analog, wie wir dies bei den Versuchsreihen mit tetanischer Kontraktion gesehen haben.

Es wird gut sein, ein Bedenken noch ausdrücklich zu zerstreuen, das gegen meine Deduktion des Phänomens, das wir soeben kennen gelernt haben, erhoben werden könnte. Die Zuckung ohne träge Masse verläuft selbstverständlich schneller als mit solcher, und man könnte daher vermuthen, dass bei der Zuckung mit der blossen Last die äusseren Widerstände wegen grösserer Geschwindigkeiten mehr Arbeit aufzehren. Diese Bemerkung ist aber nicht im Stande von den enormen in unseren Versuchsreihen vorkommenden Unterschieden im Entferntesten Rechenschaft zu geben. Vor allen Dingen ist es keineswegs ausgemacht, ob nicht in den Versuchen mit Masse trotzdem grössere Geschwindigkeiten vorkommen als in denen ohne Masse, da in ersteren eben die Last so sehr viel höher gestiegen ist. Da es indessen ziemlich schwierig wäre, die Geschwindigkeiten selbst zu messen, so habe ich einfach dies an sich schwache Bedenken aus dem Wege geräumt, durch Kontrolversuche mit Kautschukstücken und Messingfedern, wo ganz entschieden die Geschwindigkeiten grösser sind, wenn keine träge Masse mitgeht. Hier zeigten sich allerdings, zuweilen jedoch nicht konstant, kleine Unterschiede, allein sie sind verschwindend gegen die in unserer Versuchsreihe beobachteten. Man sieht also, dass in unseren Versuchen, wie sich auch erwarten liess, die äusseren Widerstände unbedeutend sind.

Ich habe übrigens gelegentlich auch noch einen anderen Versuch angestellt, der einerseits das Bedenken wegen der äusseren Widerstände beseitigt und andererseits noch eine positive Stütze für unsere Deduktion abgibt. Der Versuch zeigt die paradoxe Erscheinung, dass die Arbeit der Zuckung durch Vermehrung der äusseren Widerstände gesteigert werden kann. Der Versuch war folgender: Der Muskel war am aequilibrirten Myographionrähmchen befestigt, und auf dessen Wagschale eine kleine Belastung von 2 Gramm aufgelegt. Ich liess nun erst eine Zuckung zeichnen ohne weitere Verunstaltungen; sodann wurde ein Blatt Briefpapier auf das Rähmchen gelegt, wodurch natürlich ein sehr bedeutender Luftwiderstand gesetzt wird. Zu seinem Erstaunen sieht man alsdann das Rähmchen bei der Zuckung b e d e u t e n d h ö h e r steigen als ohne den ausserordentlichen Widerstand. So paradox diese Erscheinung aussieht, so leicht erklärt sie

sich aus der obigen Betrachtung. Der Luftwiderstand thut hier dasselbe wie die träge Masse. Er hindert die Last mit der Verkürzung gleichen Schritt zu halten und bringt dadurch viel grössere elastische Spannkräfte ins Spiel, wodurch die Aufzehrung lebendiger Kräfte durch den Widerstand weit überwogen wird. Ob der Versuch stets auf den ersten Wurf gelingen wird, kann ich nicht garantiren, denn das Gelingen wird davon abhangen, dass die Masse des Rähmchens und der Widerstand in einem gewissen Verhältniss zu einander stehen.

Wir können nun unsere Deduktion noch durch eine andere Art von Versuchen bestätigen, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe. Sie sind durchaus analog den oben beschriebenen Versuchen, in denen der Muskel an der Verkürzung gehindert wurde, bis der Tetanus vollständig entwickelt war. Sie sind auch mit demselben Apparate angestellt, an dem nur eine wesentliche Aenderung angebracht werden musste. Die Zeit, welche zwischen dem Reiz und dem Loslassen des Rähmchens verstreicht, darf in diesen Versuchen natürlich überall nur sehr kurz sein; so wie sie etwa eine Sekunde überstiege, so wäre ja der ganze Process im Muskel schon vorüber, ehe sich das Rähmchen heben könnte und es würde ganz liegen bleiben. Ferner ist es nöthig, den sehr kleinen Zeitraum zwischen Reiz und Loslassen sehr genau in der Gewalt zu haben, so dass man ihn bald grösser bald kleiner machen kann. Um diese Zwecke möglichst zu erreichen, wurden folgende Anordnungen getroffen. Als Reiz diente ein Oeffnungsinduktionsschlag. Die Oeffnung des primären Stromkreises wurde bewirkt durch das Pendel meines Myographion*). An demselben Pendel war ein Drahtbügel befestigt, dessen Spitzen in zwei Quecksilbergefässe eintauchten, derart dass seine Spitzen beim Schwunge des Pendels an einer bestimmten Stelle die Quecksilberoberfläche verliessen. Durch verschiedene Einstellung des Apparates konnte es dahin gebracht werden, dass früher oder später nach Unterbrechung des inducirenden Stromes das Auftauchen der Drahtbügelspitzen aus dem Quecksilber eintrat. Dies Auftauchen bewirkte nun die Unterbrechung des Stromes, welcher den das Rähmchen festhaltenden Elektromagneten magnetisirt. Man sieht auf diese Weise ist der Zweck erreicht: wir können je nach Belieben diesen oder jenen sehr kleinen Zeitraum verstreichen lassen zwischen dem Reiz des Muskels durch einen Oeffnungsinduktionsschlag und zwischen dem Loslassen des am Muskel befestigten Rähmchens. Ein du Bois'scher Schlüssel in der Leitung der sekundären Spirale des Induktionsapparates gestattete noch die unvermeidlichen Schliessungsschläge vom Muskel abzublenden.

---

*) Siehe meine medic. Physik 2. Auflage S. 86.

Was ist nach unseren obigen Betrachtungen bei derartigen Versuchen zu erwarten. wenn wir zunächst nur die Zeit zwischen Reiz und Loslassen variiren? Vor allem sieht man, dass, wie schon beiläufig bemerkt wurde, gar kein mechanischer Erfolg, gar keine Hebung der Last erfolgen wird, sowie die gedachte Zeit eine gewisse Grenze überschreitet. Lassen wir nun die Zeit von Versuch zu Versuch abnehmen, so wird sich erst eine kleine Zuckung zeigen müssen, wenn das Loslassen des Rähmchens im Stadium der »sinkenden Energie« erfolgt. Sodann wird die Zuckung zunehmen bis zu einem Maximum. Dies wird nämlich dann zu Stande kommen, wenn das Rähmchen steigt, so lange der Muskel auf dem Höhepunkte seiner Energie sich befindet. Trifft man es gerade so, dass dies in der That möglich ist d. h dass der Muskel die ganze Zeit, während welcher er das Rähmchen hebt, merklich auf der höchsten Höhe seiner Energie ist, dann verläuft die Bewegung so, als ob wir es mit einem Körper von konstanter Elasticität und von konstanter natürlicher Länge zu thun hätten.

In Fig. 9 ist nun eine meiner Versuchsreihen mit variabeler Zeit zwischen Reiz und Loslassen dargestellt. Das Myographionrähmchen war aequilibrirt und dann 1 Gramm auf die Wagschale gelegt, so dass der Muskel im ruhenden Zustande mit 1 Gramm gespannt war. Die ausgezogenen Linien sind geradezu die Erhebungshöhen des Zeichenstiftes, also stehen sie zu den Erhebungshöhen des Gewichtes im Verhältniss von 10 zu 4. Zwischen je zwei Versuchen mit thätigem Elektromagnet wurde ein Versuch ohne denselben eingeschaltet, d. h. also eine gewöhnliche Zuckung. Diese sind in den punktirten Linien dargestellt. Man sieht, dass sie alle nahezu gleich hoch sind. Beiläufig bemerkt war die zeitliche Reihenfolge der Versuche diejenige, in welcher sie von rechts nach links nebeneinander folgen. Bei der ersten Zuckung linker Hand, (d. h. also der letzten in zeitlicher Reihenfolge) war die Zeit zwischen Reiz und Loslassen am kürzesten. Sie war offenbar so kurz, dass sich noch kein Einfluss bemerklich machen kann, denn dass die Zuckung eine Spur kleiner ist als die daneben stehende, punktirt-gezeichnete, gewöhnliche Zuckung ist wohl nur zufällig. Bei der zweiten ausgezogenen Zuckung war die Zeit grösser, offenbar grösser als das Stadium der latenten Reizung. Hier ist der Einfluss schon deutlich, die Zuckung überragt die Reihe der gewöhnlichen schon sehr merklich. Noch viel auffallender ist es aber bei der 3. und 4. ausgezogenen Linie. Die 4. dürfte wohl nahezu die Grösse des Maximums darstellen. Macht man die Zeit noch grösser, so nimmt die Zuckung wieder ab, wie die 5., 6. und 7. ausgezogene Linie sehen lässt. Bei noch längerer Zeit als in dem Versuche, den die 7. ausgezogene Linie dar-

stellt, kommt gar keine Erhebung des Zeichenstiftes mehr zu Stande, obwohl man am Muskel selbst die innere Veränderung deutlich wahrnimmt.

Ich theile endlich noch eine Versuchsreihe mit konstanter Zeit und variabeler Belastung mit. Hier war für den betreffenden Muskel vorläufig die Zeit zwischen Reiz und Loslassen ungefähr ermittelt, bei welcher das Maximum des Wurfes eintrat. Die Auslösungsvorrichtungen am Pendel blieben nun in dieser Lage stehen, und es wurde eine Reihe von Zuckungen damit ausgeführt bei verschiedenen Belastungen. Die Reihe ist in Fig. 10 dargestellt. Die Belastungen in Grammen sind an den Ordinaten angeschrieben. Die Punkte T sind die Ausgangslagen des Zeichenstiftes reducirt auf dieselbe wagrechte Nulllinie. Die Entfernung von dieser bis zu einem Punkte T ist also die Dehnung des ruhenden Muskels bei der betreffenden Belastung, und die ausgezogene Kurve ist die Dehnungskurve des ruhenden Muskels. Die H bezeichneten Punkte sind diejenigen, bis zu welchen die Lasten aufgeworfen wurden. Vor jedem Versuche der beschriebenen Art wurde noch einer angestellt, in welchem der Elektromagnet ausser Funktion gesetzt war. Die Höhen, bis zu welchen durch diese Zuckungen die Lasten geworfen wurden, sind mit h bezeichnet. Diese Höhen Th können nun nicht annähernd als die Gleichgewichtshöhen betrachtet werden, d. h. als diejenigen, auf welchen der Muskel, wenn er dauernd in dem bei der Zuckung erreichten Maximum der Verkürzung verharrte, die Last im Gleichgewicht halten könnte. Wir haben nämlich hier ziemlich viel träge Masse im Spiel, nämlich das ganze aequilibrirte Myographionrähmchen. Es wird also namentlich bei den kleineren Belastungen ein sehr merklicher Wurf nicht ausgeblieben sein. Gleichwohl können wir uns eine angenäherte Vorstellung der Gleichgewichtshöhen und mithin der Dehnungskurve des erregten Muskels auch für diese Versuchsreihe verschaffen. Wir müssen zu dem Ende bedenken, dass der Hub bis in's Gleichgewicht für verschiedene Belastungen, wofern sie nicht gewisse Grenzen übersteigen, nicht sehr verschieden ist. Das machen schon die Tetanusversuche wahrscheinlich. Dass es aber auch für den maximalen Erregungszustand im Verlaufe einer Einzelzuckung gilt, sieht man aus Versuchsreihen, wie die Fig. 8 A dargestellte, wo die Hubhöhen des ziemlich masselosen Holzhebels mit einigem Reibungswiderstande wohl sehr nahezu die Gleichgewichtshöhen darstellen dürften. Andererseits wissen wir ebenfalls aus den Tetanusversuchen — und dies Resultat dürfen wir ohne Bedenken übertragen — dass die Differenz zwischen Wurfhöhe und Gleichgewichtshöhe für grössere Belastungen ziemlich klein ist. Wir dürfen daher annehmen, dass die Kurve der Gleichgewichtshöhen oder die Dehnungskurve des Muskels im Zustande der grössten Verkürzung, welche im Verlaufe einer

Zuckung vorkommt, sich ungefähr in der Höhe Th für die Ordinate 50 über der Dehnungskurve des ruhenden Muskels hinzieht. Dieser Annahme entsprechend ist die punktirte Kurve Fig. 10 gezogen. Die vollkommene Analogie der gegenwärtigen Versuchsreihe mit den Versuchsreihen mit gehemmtem Tetanus, z. B. der Fig. 1 und Fig. 2 dargestellten, springt jetzt deutlich in die Augen. Diese Analogie ist es aber eben, welche unsere theoretischen Deduktionen verlangten. Ihre Voraussetzungen werden also durch die Erfahrung bestätigt.

Eine der Voraussetzungen möchte ich hier noch einmal ausdrücklich hervorheben, die insbesondere gemacht werden muss, wenn eine Versuchsreihe mit gehemmter Zuckung bei gleicher Zeit zwischen Reiz und Loslassen übereinstimmen soll mit einer Versuchsreihe, in welcher der Muskel bis zur vollen Entwickelung des Tetanus an der Verkürzung verhindert wird. Es ist die schon oben erwähnte Voraussetzung, dass der zeitliche Verlauf der wesentlichen inneren Veränderungen während der Zuckung stets derselbe ist, die anfängliche Spannung des ruhenden Muskels mag sein welche sie wolle. Ich unterscheide übrigens hier, und glaube diese Unterscheidung weiter oben gerechtfertigt zu haben, zwischen Veränderung des inneren Zustandes und der Intensität der chemischen Processe. Um keine Zweideutigkeit übrig zu lassen, will ich meinen Satz noch näher formuliren: Im Verlaufe einer Zuckung ist die natürliche Länge des Muskels eine bestimmte Funktion der Zeit, unabhängig, unter welchen äusseren Umständen die Zuckung erfolgt. Zu einer bestimmten Zeit t_1 hat also die natürliche Länge einen bestimmten Werth L_1, und *in diesem Augenblicke* ist die Spannung eine bestimmte Funktion der variabelen Länge l nämlich $s_1 = f_1\ (l)$, denn es kann ja in diesem Augenblicke der Muskel je nach äusseren Umständen jede beliebige Länge haben. Zu einer bestimmten andern Zeit t_2 hat ebenso die natürliche Länge einen ganz bestimmten andern Werth L_2 und die Spannung s_2 ist wieder eine andere aber ebenfalls bestimmte Funktion der variabelen Länge l nämlich $s_2 = f_2\ (l)$. Da nun die Intensität des chemischen Processes nach den *Heidenhain*'schen Versuchen nicht allein Funktion der *natürlichen*, sondern, wie die Spannung, wahrscheinlich auch Funktion der jeweiligen *wirklichen* Länge ist, so braucht *sie* nicht immer denselben zeitlichen Verlauf zu nehmen, unabhängig von den äusseren Umständen, unter denen die Kontraktion statt hat. Dass aber die *natürliche Länge* und resp. der Elasticitätsmodulus nur Funktion der Zeit vom Augenblicke der Reizung an gerechnet ist, das scheint mir durch die vorliegende Versuchsreihe bewiesen, sofern in derselben die Wurfhöhen von der Belastung und Anfangslänge ganz in derselben Art abhangen, wie bei einem Körper von konstanter natürlicher

Länge und von konstanter Elasticität, und sofern andererseits der hier wirkende Körper allemal der zuckende Muskel in einem bestimmten Zeitaugenblicke nach der Reizung war.

Ich verkenne keineswegs, dass die hier mitgetheilten Versuchsreihen über Einzelzuckungen noch nicht so elegant aussehen, wie es wohl zu wünschen und auch wahrscheinlich zu erreichen wäre. Namentlich ist die Bestimmung des Zeitraumes zwischen Reiz und Loslassen des Rähmchens in absolutem Maasse bei meiner Methode kaum ausführbar, daher ich auch gar keine numerischen Werthangaben gemacht, sondern bloss von grösser und kleiner gesprochen habe. Die Unsicherheit dieser Bestimmung liegt nicht an der Unvollkommenheit des Pendelapparates. Obwohl derselbe ziemlich roh ausgeführt ist, glaube ich doch, dass man den Zeitraum zwischen Oeffnung des inducirenden Stromkreises und Auftauchen des Drahtbügels aus dem Quecksilber sicher bis auf ein Tausendtel einer Sekunde würde angeben können. Dies ist aber noch nicht der Zeitraum zwischen Reiz und Loslassen des Rähmchens, da der Magnetismus eines Elektromagnetes nicht in demselben Augenblicke vollständig verschwindet, wo der magnetisirende Strom aufhört. Hier können nun abgesehen von konstanten Fehlern auch kleine Unregelmässigkeiten vorkommen, da die Gleichartigkeit in der Auflagerung des Eisenankers auf dem Magnet nicht absolut gesichert war. Es würde nicht schwierig sein, einen komplicirteren Auslösungsapparat zu ersinnen, der von solchen Fehlern frei wäre. Ferner würde es auch möglich sein, mit anderen Apparaten die Gleichgewichtshöhen bei der Zuckung mit voller Sicherheit zu bestimmen, die in unsern Versuchen eigentlich nur hypothetisch geschätzt sind. Man brauchte nur die Masse der vom Muskel bei der Zuckung bewegten Körper auf ein verschwindend kleines Minimum zu beschränken, indem man namentlich auch noch die Last eines spannenden Gewichtes eliminirte. Dies könnte leicht dadurch geschehen, dass man die Anspannung des Muskels eben nicht durch die Schwere eines Gewichtes, sondern durch eine andere Kraft bewerkstelligte, etwa eine Feder, deren Spannung in den engen Grenzen der in Betracht kommenden Exkursion als konstant angesehen werden dürfte, aber von Versuch zu Versuch um beliebige Differenzen geändert werden könnte.

Dass ich die soeben berührten Lücken meiner Untersuchung nicht sogleich selbst ausgefüllt habe, hat einen sehr einfachen Grund. Da nämlich, wie mir scheint, das, was eigentlich gezeigt werden soll, durch die ausgeführten Versuche im Wesentlichen klar vor Augen gestellt ist, so erlaubten mir die äusserst bescheidenen ökonomischen Mittel meines Laboratoriums nicht zur blossen eleganteren Bestätigung bereits erwiesener Sätze noch besondere kostspielige Apparate anzuschaffen. Sollte ich einmal in die glückliche

Lage kommen, über reichere Mittel zu verfügen, so werde ich nicht versäumen, die jetzt bloss in Aussicht gestellten Bestimmungen wirklich durchzuführen.

14. Bemerkungen über das Verhältniss des Stoffverbrauchs zur Arbeitsleistung.

Zum Schlusse will ich noch eine Frage kurz berühren, die dem Leser wohl schon an verschiedenen Stellen dieser Abhandlung sich aufgedrängt hat. Wir haben im Verlaufe dieser Untersuchung gesehen, dass die bei einer Muskelzusammenziehung, sei sie eine tetanische oder eine Einzel-Zuckung, geleistete Arbeit, sowie der dabei gewonnene Nutzeffekt (der, beiläufig gesagt, bei der Zuckung ebenso zu finden ist, wie bei der tetanischen Kontraktion) sehr variabel sind, je nach den äusseren Umständen, unter welchen die Kontraktion erfolgt. Wir sahen einerseits Arbeit und Nutzeffekt variiren mit der Belastung, welche gehoben wird, und wir sahen namentlich Arbeit und Nutzeffekt dadurch besonders gesteigert, dass der Muskel bis zur vollständigen Entwickelung des erregten Zustandes an der Zusammenziehung entweder ganz (in den Versuchen mit dem Elektromagnet und im Entlastungsapparate) oder wenigstens theilweise (in den Versuchen mit träger Masse) gehindert wird Es fragt sich nun, ob diese verschiedenen äusseren Umstände, die so enorme Unterschiede im numerischen Betrage der Muskelarbeit herbei führen, auch entsprechende Unterschiede im Stoffkonsum bedingen? oder ob es so zu sagen »ökonomisch« vortheilhafter ist den Muskel in der einen oder in der andern Art arbeiten zu lassen Der ökonomische Vortheil wäre im Sinne der Technik danach zu bemessen, ein wie grosser Bruchtheil der aufgewendeten chemischen Spannkräfte als äussere mechanische Arbeit erscheint. Dieser Gesichtspunkt ist ja in der That für das thierische Subjekt eben so wichtig, wie für den industriellen Unternehmer. Ein Thier, das bei Verbrennung von 1 Gramm Zucker m Kilogrammmeter Arbeit erzeugen kann, ist offenbar im Vortheil gegenüber einem andern, das dabei nur $\frac{1}{2}$ m Meterkilogramm erzeugen könnte. Wir haben übrigens hier natürlich die beim lebenden Thiere der Messung nicht direkt-zugängliche gesammte Arbeitserzeugung im Auge, wovon meist wohl der weitaus grösste Theil schon im Körper selbst zurückverwandelt wird und zwar in Wärme. Diese nur zeitweise als solche bestehende mechanische Arbeit, z. B. die des Herzens, kommt gleichwohl den organischen Zwecken zu Gute. Ebenso wird ja auch in der Industrie meistens (z. B. in einer Spinnerei oder bei der Locomotive) der grösste Theil der Arbeit sofort in Wärme zurückverwandelt.

Zur definitiven Beantwortung der aufgeworfenen Frage liefert nun unsere Untersuchung

kein Material. Ich möchte indessen doch noch einige Bemerkungen über die verschiedenen Möglichkeiten anknüpfen, insbesondere, um allfälligen Missverständnissen zu begegnen. Ein solches handgreifliches Missverständniss würde es namentlich sein, wenn man so schliessen wollte: Je mehr man die entwickelten elastischen Spannkräfte zu äusserer Arbeit ausnutzt, desto sparsamer wird auch gearbeitet. Hier läge nämlich stillschweigend die Voraussetzung zu Grunde, dass volle Zusammenziehung des Muskels ein Mal denselben Aufwand von chemischen Spannkräften erforderte, wie das andere Mal. In der That, wenn diese Voraussetzung richtig wäre, so würde allerdings der als missverständlich bezeichnete Schluss richtig sein. Es wurde aber bereits im Verlaufe unserer Untersuchung darauf aufmerksam gemacht, dass zu einer vollen Zusammenziehung des tetanisirten Muskels mehr oder weniger Zeit erforderlich sein kann und folglich ein längeres oder weniger langes Erhalten des Muskels in dem fraglichen Zustande. Jeder Augenblick aber, während dessen der Muskel tetanisirt erhalten wird, kostet Aufwand von chemischen Spannkräften. Die einfachste und auf den ersten Blick bestechendste Annahme, die man hierüber machen könnte, wäre offenbar die, dass unabhängig von den äusseren Umständen in jeder Zeiteinheit während des vollen Tetanus gleichviel Stoff konsumirt würde, und dass überdies noch die Versetzung in den vollen Tetanus ein konstantes Quantum von chemischer Spannkraft erforderte. Wäre diese Voraussetzung richtig, dann wären wir der Beantwortung unserer Frage um ein bedeutendes näher gerückt, hätten freilich in den vorliegenden Versuchen doch noch immer nicht alle nöthigen Bestimmungen, es müssten vielmehr noch Bestimmungen der Zeit hinzukommen, während welcher in den einzelnen Fällen das gemessene Arbeitsquantum geleistet wurde. In den Versuchen, wo erst nach voller Entwickelung des Tetanus die Arbeit anfängt, wäre dann die Beantwortung unserer Frage höchst einfach. Die aufzuwendende Summe von chemischen Spannkräften bestünde nämlich aus zwei Summanden; erstens das Quantum, was dazu gehört, um den Tetanus zu entwickeln; zweitens das Quantum, was dazu gehört, um ihn so lange zu erhalten, als die Arbeit dauert. Auch in den Fällen, wo schon während der Entwickelung des Tetanus Arbeit stattfindet, könnten diese beiden Summanden auftreten, wenn nämlich, was ja auch in solchen Fällen wohl möglich ist, die Arbeit länger dauert, als die volle Entwickelung des Tetanus.

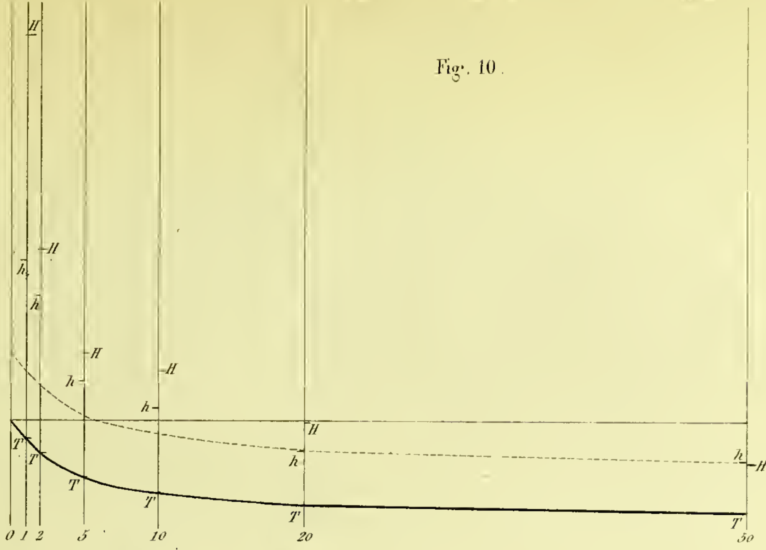
Die dieser Betrachtung zu Grunde liegende einfachste Hypothese ist nun aber nach den schon mehrfach erwähnten Heidenhain'schen Versuchen nicht haltbar. Der Konsum chemischer Spannkräfte per Zeiteinheit ist hiernach, wie wir sahen, auch Funktion der jeweiligen wirklichen Länge. Das deutet aber darauf, dass unter den Umständen, wo am

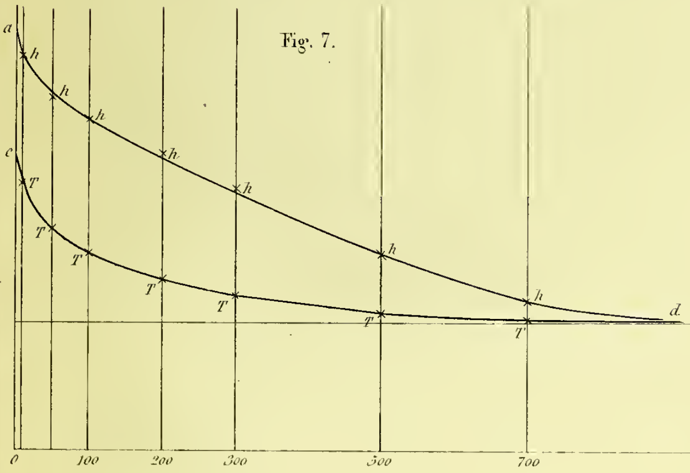
meisten Arbeit geleistet wird, auch am meisten chemische Spannkraft verbraucht wird, denn es sind durchweg solche Umstände, unter welchen nach vollendeter Entwickelung des Tetanus die bedeutendsten Werthe der Länge (und mithin der Spannung) vorkommen.

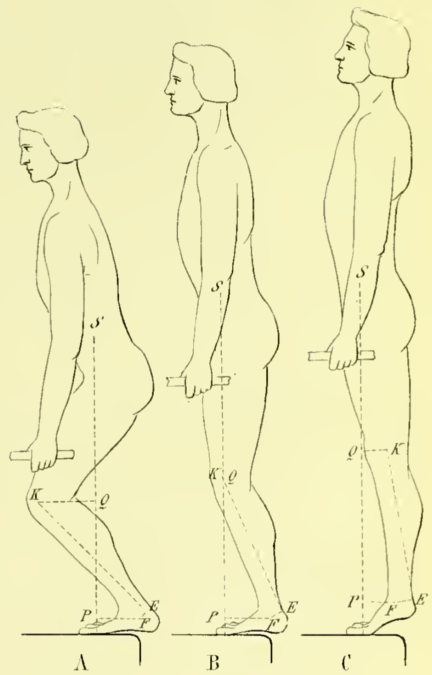
Aehnliches wie vom Tetanus wird auch von der Einzelzuckung gelten und ich will für sie meine Betrachtung noch ein wenig präciser durchführen, damit der Gang derselben desto anschaulicher hervortritt. Wir stellen uns also auf den schon vorhin eingenommenen Standpunkt, indem wir uns denken: während der Zuckung ist die natürliche Länge allein Funktion der seit der Reizung verflossenen Zeit. Die Intensität des chemischen Processes aber ist wie die Spannung für jeden anderen Zeitaugenblick, resp. was dasselbe sagt, für jeden andern Werth der natürlichen Länge eine andere (aber stets bestimmte) Funktion der wirklichen Länge l. Wir könnten dies auch dahin ausdrücken, dass die Intensität des chemischen Processes, J wollen wir sie bezeichnen, Funktion zweier Variabeler ist nämlich der Zeit t und der wirklichen Länge l. Wir dürfen mit Gewissheit über die Natur dieser Funktion annehmen, dass ihr Werth mit l zugleich wächst und dürfen vermuthen, dass ihr Werth mit wachsendem t anfangs zu- dann wieder abnimmt. Der ganze Verbrauch von chemischer Spannkraft während der Zuckung kann daher ausgedrückt werden, durch das Integral $\int J\,dt = \int f(t,l)\,dt$ erstreckt über die ganze Dauer der Zuckung. Diese Integration ist für jeden gegebenen Fall ausführbar, sofern in einem solchen l selbst als Funktion der Zeit gegeben sein muss, daher dann unter dem Integralzeichen eine Funktion von t allein steht. Nehmen wir jetzt zunächst an, der gereizte Muskel würde an der Zusammenziehung gänzlich verhindert. Dann wäre also l konstant und J variirte mit t, soweit t in $f(t,l)$ explicit vorkommt. Die Kurve, welche diese Funktion darstellt, würde unserer Annahme gemäss ähnlich verlaufen, wie die Kurve der natürlichen Längen, etwa wie Fig. 11 *a e b c*. Es würde also der Flächenraum t_0 *a e b c d* den ganzen Aufwand an chemischer Spannkraft darstellen. Machten wir denselben Versuch bei grösserer Länge (und Spannung), so würde wieder l konstant, aber alle Ordinaten der Kurve wären grösser als im vorigen Falle und so der das Integral darstellende Flächenraum grösser, d. h. bei je grösserer Länge man den Muskel reizt und an der Kontraktion hindert, desto mehr Verbrennung findet statt, desto mehr Wärme wird frei. Dies ist der Satz Heidenhain's S. 93 seiner Abhandlung. In allen solchen Fällen ist natürlich die chemische Spannkraft absolut verschwendet, indem gar keine Arbeit geleistet wird. Jetzt wollen wir annehmen, wir hätten die ursprüngliche Länge, für welche die Kurve *a b c* gezeichnet ist, machten aber einen Versuch, wie den, welcher die 6. Zuckung in Fig. 9 geliefert hat. Dann wird bis zum Augenblick t_1, wo der Elektromagnet das Muskelende loslässt, die alte Kurve

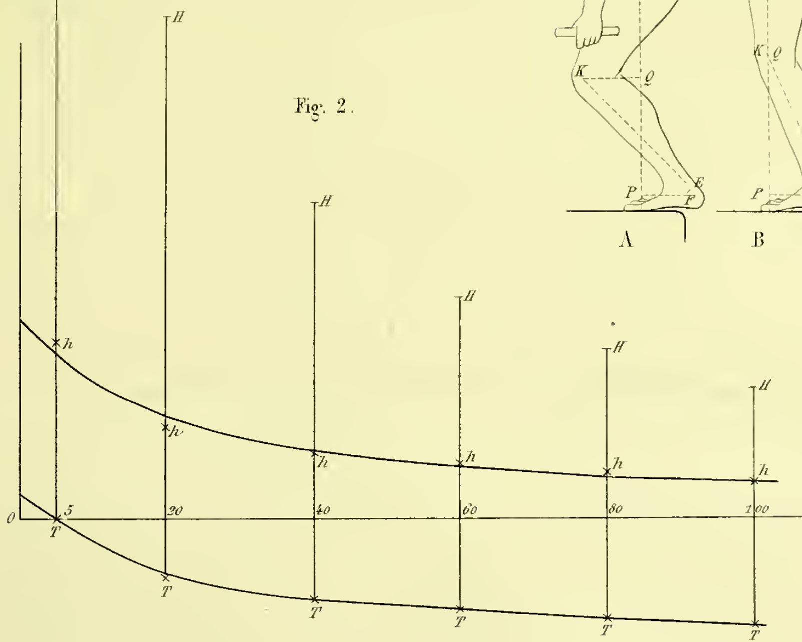
für J gelten. Von nun an aber wird l kleiner, nähert sich mehr den in den betreffenden Zeitpunkten gültigen Werthen von L, also auch J kleiner und die Kurve verläuft vielleicht wie $a\,b\,d\,c$. Mithin ist der $\int J\,dt$ messende Flächenraum kleiner, als zuvor $t_0\; a\,e\,l\,d\,c\,t_0$. Lassen wir das Rähmchen schon im Zeitaugenblicke t_2 los, so werden wir das Maximum der Arbeit erhalten, und die Kurve für J wird etwa den Verlauf $a\,e\,f\,c$ nehmen. Der Verbrauch von chemischen Spannkräften wird in diesem Falle also kleiner sein als im vorhergehenden und die Arbeit, sowie auch offenbar der Nutzeffekt grösser. Soviel also können wir mit ziemlicher Gewissheit sagen: Handelt es sich bloss um Fälle von gehemmten Zuckungen, bei denen das Loslassen des Muskelendes mit oder nach Erreichung des Höhepunktes der Energie eintritt, so wird um so sparsamer gearbeitet, je mehr gearbeitet wird. Leider sind diese Fälle praktisch am wenigsten wichtig

Wird nun das Muskelende mit der Belastung noch früher als t_2 losgelassen, immer noch von derselben Anfangslänge aus, dann wird offenbar noch weniger chemische Spannkraft verbraucht, denn die Kurve verläuft jetzt, wenn z. B. die Belastung von vorn herein dem Muskel frei überlassen wird, etwa wie $a\,g\,c$, da eben in jedem Augenblicke l und mithin J kleiner ist, als wenn das Muskelende festgehalten würde. Da nun aber auch die Arbeit wieder kleiner wird, so können wir a priori nicht sagen, ob die Arbeit jetzt sparsamer oder verschwenderischer geschieht als beim Maximum der Arbeit für die betreffende Anfangslänge. Geht durch die Veränderung der äusseren Umstände mehr an der Arbeit ab als an dem Verbrauch von chemischer Spannkraft, dann geschieht die Arbeit verschwenderischer, im entgegengesetzten Falle sparsamer, und möglich wäre es, dass sie, sowie das Muskelende nur nicht nach dem Eintritte des Maximums der Energie losgelassen wird, einmal so sparsam wie das andere Mal geschieht. Gerade diese Möglichkeit hat viel Ansprechendes. Es wäre alsdann die teleologische Bedeutung des Heidenhain'schen Satzes, dass der Muskel, er möchte arbeiten unter was auch immer für normalen äusseren Umständen, stets mit proportionalem Aufwande von chemischen Spannkräften arbeitete. Wie es sich verhält, wenn verschiedene Anfangslängen bei wirklicher Zusammenziehung in Betracht kommen, will ich nicht noch erläutern. Es würde uns das zu sehr ins rein Hypothetische hinaus drängen. Ich denke diese Bemerkungen genügen schon zu zeigen, dass die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung, namentlich in Verbindung mit den Sätzen Heidenhain's, Aufforderung geben zu neuen Untersuchungen, die uns immer mehr in die Erkenntniss des so räthselhaften Mechanismus der Muskelzusammenziehung einführen müssen.

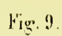


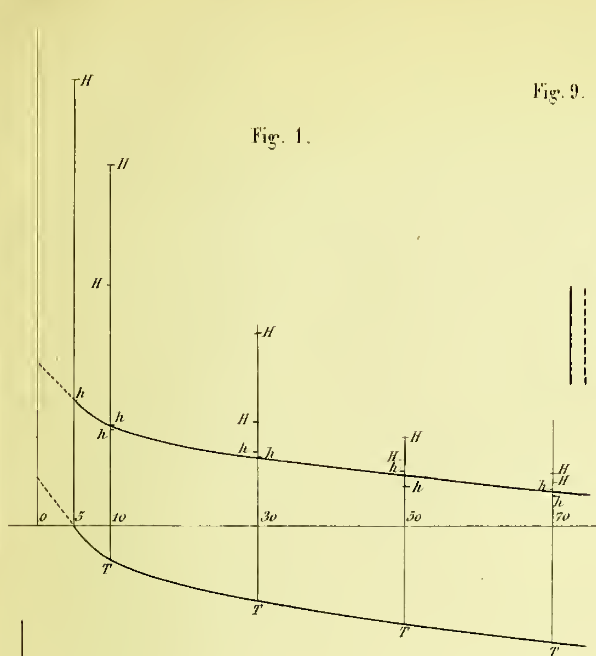


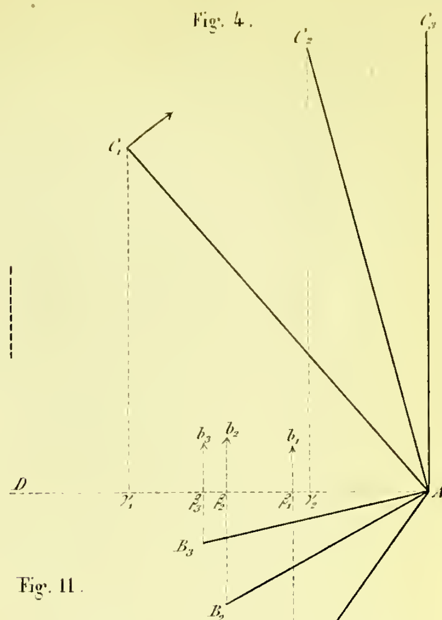


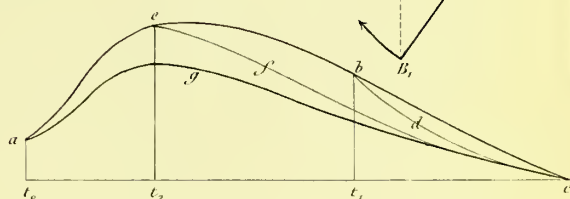


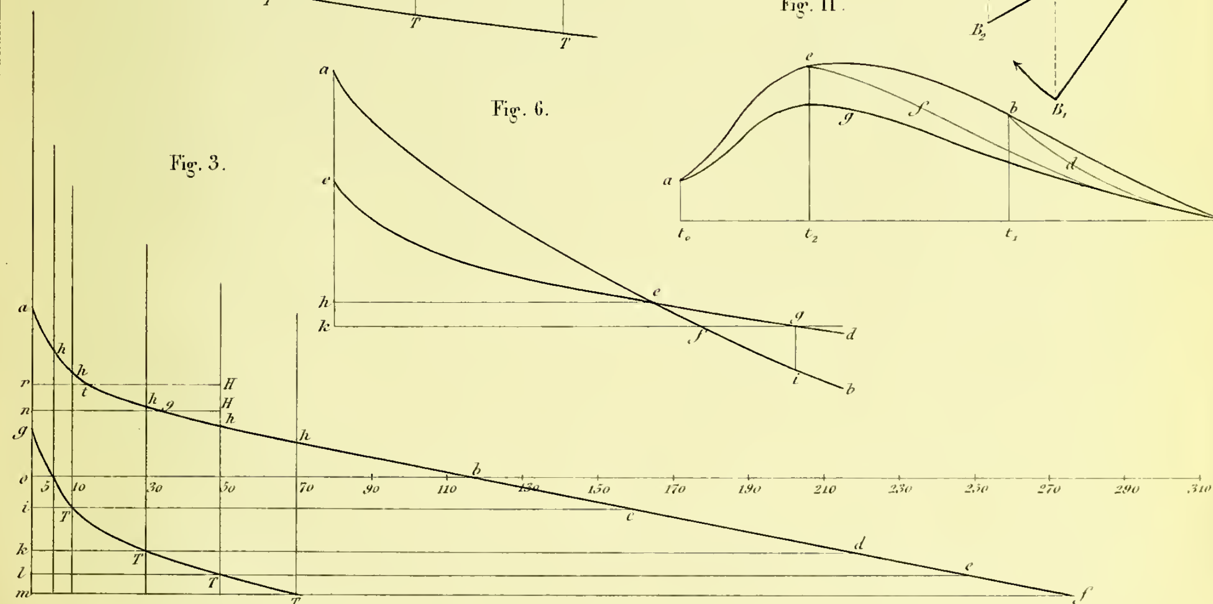
Lith. Anstalt v. Wurster, Randegger & C° in Winterthur.

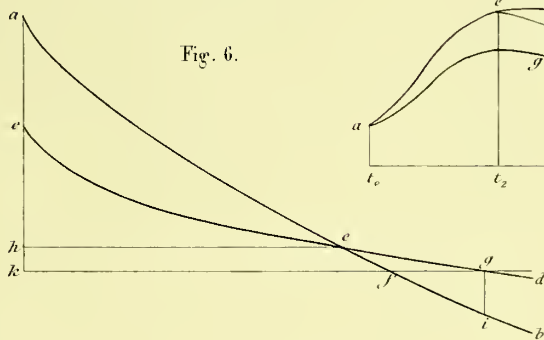


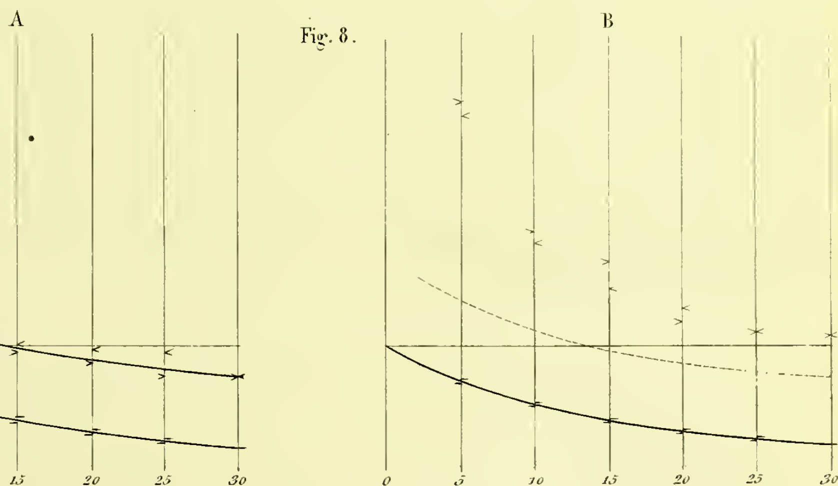












Lith. Anstalt v. Wurster, Randegger & Cº in Winterthur